

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Obor: Biologie



Anna Jiroušková

Fyzikální dormance semen
Physical dormancy of seeds

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Jan Ponert, Ph.D.

Praha 2020

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 8. 6. 2020

Podpis:

Poděkování

Tímto bych ráda poděkovala svému školiteli RNDr. Janu Ponertovi, Ph.D. za mnoho užitečných rad, konzultací a času, který mi věnoval. Dále bych ráda poděkovala rodině, příteli a přátelům za trpělivost a pochopení v době, kdy tato práce vznikala.

Abstrakt

Fyzikální dormance semen je rozšířenou adaptací, která rostlinám umožňuje načasovat klíčení do příznivého období. Semena s fyzikální dormancí mají tvrdé osemení, které je nepropustné pro vodu a někdy i pro plyny. Díky tomu mohou semena vytvářet dlouhodobou semennou banku a čekat na příznivé podmínky i řadu let. Mechanismy, které vedou k porušení fyzikální dormance a vstupu vody do semene jsou v zásadě dvojí. Může docházet k porušování tvrdého osemení v celém jeho povrchu, nebo pouze v určité specializované struktuře. Rozrušování celého povrchu je časté u endozoochorních semen. Zde je výhodou především šíření semen na dlouhou vzdálenost. U semen s fyzikální dormancí, která jsou šířena jinými mechanismy, je v osemení často vytvořená komplikovaná struktura označovaná jako vodní propust. Ta reaguje na signály z okolí a reguluje, kdy vstoupí voda do vnitřních částí semene. V tomto případě může být fyzikální dormance porušena v důsledku ročního či denního průběhu teplot a tím dochází k zajištění klíčení ve vhodném období během roku. Semena jiných druhů reagují na vysoké teploty při požáru. Díky tomu jejich semenáče vyrůstají v prostředí s dobrou dostupností živin, nízkou kompeticí a mohou obnovit poničenou populaci mateřských rostlin.

Klíčová slova

fyzikální dormance, vodní propust, požárový ekosystém, endozoochorie, semeno, osemení

Abstract

Physical dormancy of seeds is a widespread adaptation, allowing plant seeds to time the germination to a suitable season. Seeds with physical dormancy possess hard seed coats, which are impermeable to water and sometimes also to gases. This allows seeds to create a long-term seed bank and to wait for favourable conditions even for years. There are two main mechanisms, which break physical dormancy and enable water to enter the seed. The seed coat can be disrupted through the whole surface, or in one specialized place only. The disruption through the whole surface is common in the seeds dispersed by endozoochory. In this case, the long-distance seed dispersal brings an important advantage. In physically dormant seeds, which are dispersed by other ways, a complicated structure called water gap is usually present in the seed coat. Water gap responds to exogenous signals and controls when the water enters the seed. In such a case, physical dormancy can be broken as a response to annual or diurnal temperature fluctuations, which times germination into a proper time of the year. Another species germinate in response to high temperatures during a fire. This ensures, that seedlings emerge in suitable conditions with a high level of available nutrients, low competition and that they can restore the damaged population.

Keywords

physical dormancy, water gap, fire-prone ecosystem, endozoochory, seed, seed coat

Obsah

Úvod	1
1. Dormance semen	2
2. Fyzikální dormance semen	2
2.1. Vodní propust	6
2.1.1. Vodní propust typu I	7
2.1.2. Vodní propust typu II	8
2.1.3. Vodní propust typu III	11
2.2. PY v požárových ekosystémech	12
2.3. Endozoochorie	16
Závěr	22
Seznam použité literatury	23

Seznam použitých zkratk

PD	fyziologická dormance
PY	fyzikální dormance

Úvod

Šíření pomocí semen je charakteristické pro semenné rostliny (*Spermatophyta*), které jsou v současnosti evolučně nejúspěšnější skupinou rostlin s více než 250 000 žijícími druhy. Vznik semenných rostlin a zároveň prvních semen je odhadován do období devonu (Gerrienne *et al.*, 2004). Semena jsou pro tyto rostliny zásadní pro šíření. U dnešních rostlin mohou vznikat samostatně, nebo ukrytá uvnitř plodu. Semena některých rostlin klíčí, jakmile se ocitnou v příznivých podmínkách. To je ale výhodné jen v některých situacích. Pro mnoho druhů rostlin je naopak výhodné, aby semena neklíčila při prvním styku s příhodnými podmínkami. V takových případech dochází k vývoji dormance semen. Ta má pro rostliny několik významů. Dormance například umožňuje šíření na dlouhou vzdálenost, synchronizaci klíčení semen do správného období, nebo tvorbu semenné banky. Aby mohlo dojít ke klíčení dormantních semen, musí být nejprve dormance porušena. Porušení dormance spouští různé faktory, které jsou často druhově specifické. Nejčastější takové faktory jsou vysoké teploty, kombinace vysokých teplot a vlhkosti, nebo sežrání zvířetem (Baskin & Baskin, 2014).

Studium dormance má přínos jak pro možnost ochrany druhů rostlin, které si dormanci vytvořily, tak i pro zahradnictví a zemědělství. V této bakalářské práci popíši charakteristiku jednoho způsobu dormance semen, tzv. fyzikální dormanci. Budu se věnovat konkrétním strukturám, které po porušení této dormance otevírají přístup vody k vnitřním částem semene. Dále se budu detailně věnovat dvěma hlavním faktorům porušování fyzikální dormance – a to vysokým teplotám (především u semen pyrofytních rostlin) a chemickému narušení osemení v trávicím traktu živočicha (u endozoochorně šířených semen).

1. Dormance semen

Pro začátek představím, co je a co není považováno za dormantní semeno. Nedormantní semeno může klíčit v poměrně širokém spektru přírodních podmínek, není to však zcela nekontrolované a založené na náhodě. Jednotlivá semena mají různé nároky na určitou kombinaci faktorů (světlo/tma, teplota, ...), při kterých mohou vyklíčit. Tato kombinace je podmíněna taxonomicky, geneticky, ale částečně i prostředím, ve kterém vyrůstala mateřská rostlina. Pokud nedormantní semeno neklíčí, pak je to zapříčiněno absencí jednoho, nebo více požadovaných faktorů a semeno se nachází v klidové fázi (z angl. „*quiescence*“) (Harper, 1977). Opakem nedormantního semene je semeno dormantní – tedy takové semeno, které po určitou dobu nemůže v přirozených podmínkách klíčit, ačkoliv jsou tyto podmínky pro jeho klíčení příznivé a po porušení dormance v nich vyklíčí.

Dormanci lze dělit do různých skupin. Podle jejího vzniku se rozlišují dva druhy dormance: 1) primární dormance, která se utváří při dozrávání semene na mateřské rostlině, a 2) sekundární dormance, kterou semeno získává až po oddělení od mateřské rostliny jako reakci na přírodní podmínky, se kterými se setkalo (světlo/tma, teplota...). Existuje i komplikovanější členění dormance podle jejích mechanismů, které jsou značně komplexní. Také vzhledem k narůstajícímu množství vědeckých výzkumů bylo potřeba vytvořit jednotný klasifikační systém. Jako předloha při jeho vzniku bylo použito schéma Dr. Marianny G. Nikolaevy (1977), které bylo následně upraveno (Baskin & Baskin, 1998, 2004). V rámci klasifikace jsou rozlišeny tři úrovně: Třída (nejnadřazenější), stupeň a typ (nejnižší úroveň). Základem je pět tříd: Fyziologická dormance (označovaná zkratkou PD), morfologická dormance (označovaná MD), morfofyziologická dormance (označovaná MPD), fyzikální dormance (označovaná PY) a kombinovaná dormance (zpravidla PY+PD). Jednotlivými třídami se nebudu zabývat, neboť cílem práce je shrnout současné znalosti pouze z oblasti fyzikální dormance.

2. Fyzikální dormance semen

Semena s fyzikální dormancí (dále „PY“ podle anglického „*physical dormancy*“) mají osemení, které je nepropustné pro vodu a někdy i pro plyny (Baskin *et al.*, 2000; Jaganathan, 2016). Z tohoto důvodu po umístění do vlhkého prostředí nemůže dojít k nabobtnání (imbibici) semene, i když by vnitřní části semen při styku s vodou začaly klíčit (Baskin & Baskin, 2004). Aby k imbibici došlo, je nutné dormanci porušit. To znamená narušit celistvost osemení, aby voda začala vtékat do semene. Jakmile semeno jednou začne absorbovat vodu, dojde k rychlé hydrataci semene a nepropustnost může být záhy ztracena v celém osemení (Turner *et al.*, 2009). Nepropustnost osemení je velmi důležitou

vlastností, díky které může semeno setrvat v půdě i několik let a načasovat klíčení na vhodné období (Baskin & Baskin, 2004; Long *et al.*, 2015).

Nepropustnost osemení semen s PY je dána několika strukturami. Na povrchu semen se nachází kutikula. Jedná se o tenký film, který je tvořen kutinem, kutanem a kutikulárními vosky (De Giorgi *et al.*, 2015; Loubéry *et al.*, 2018). Díky tomu má hydrofobní charakter. Tato kutikula je stejná, jako kutikula pokrývající jiné části rostlinného těla, ale na semenech vzniká vrstva, která je až desetkrát silnější než na listech. Kutikula semen také patrně vzniká stejným mechanismem jako kutikula jiných částí rostlin, protože mutace inhibující tvorbu kutikuly vegetativních částí způsobily stejné defekty i v kutikule semen (De Giorgi *et al.*, 2015; Loubéry *et al.*, 2018).

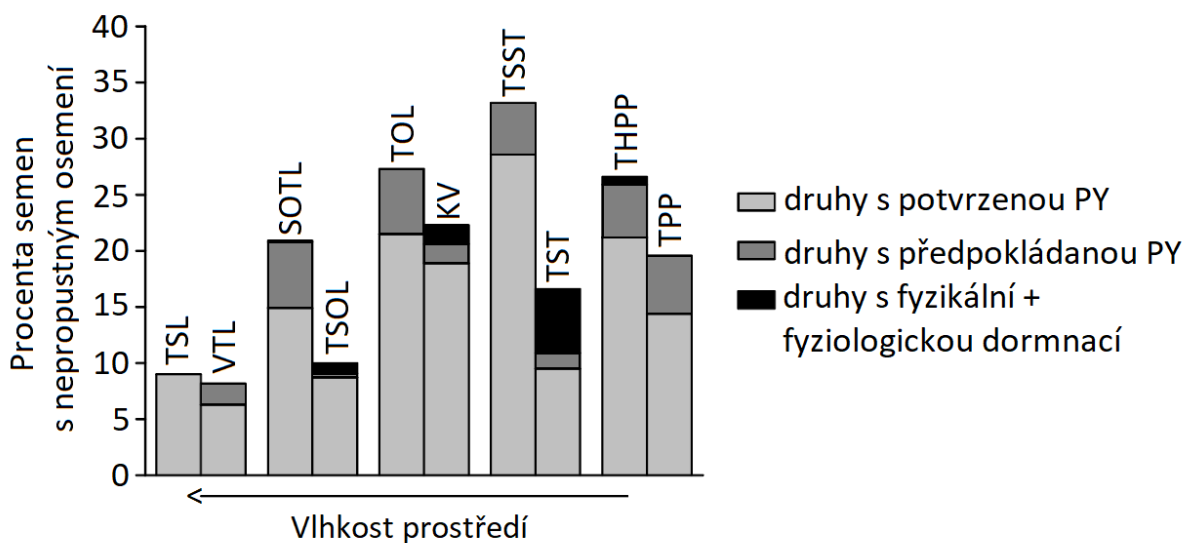
Pod kutikulou se nachází jedna, nebo více pro vodu nepropustných vrstev palisádových buněk osemení, které tvoří lignifikované makroklereidy (neboli Malpighiho buňky osemení; z angl. „*Malpighian cells*“) (Baskin *et al.*, 2000; Baskin, 2003; Tozzetti, 1855). Celkově jsou buňky vnější palisádové vrstvy, subpalisádové vrstvy a případně i dalších vnitřních vrstev jednotné, kromě některých míst v semenech, nebo plodech. Takovým odlišným místem bývá například pupek, klokový otvor a oblast chalázy (Manning & van Staden, 1987; Martens *et al.*, 1995; Rodrigues-Junior *et al.*, 2014). Tato místa jsou následně často využívána k regulaci vstupu vody do semen při nebo po porušení PY. Výsledná struktura se u zralých semen označuje jako vodní propust (z angl. „*water gap*“) a protože je značně komplikovaná, popíšu jí v samostatné kapitole. U velké části semen s PY je na příčném řezu nápadná světle zbarvená linie (z angl. „*light line*“), prostupující tangenciálně vrstvou makroklereid na straně blíže ke kutikule (Hamly, 1932). Její význam ani podstata nejsou dodnes jednoznačně objasněny. Může se jednat o lom světla na hranici mezi vrstvami buněčné stěny s odlišným chemickým složením (Hamly, 1935; Harris, 1983; Manning & van Staden, 1987), nebo s odlišnou mikrostrukturou (Scott *et al.*, 1962; Werker, 1980), nicméně detailní studie semen sóji (*Glycine max*) ukázala, že se nemusí jednat pouze o lom světla, ale i o skutečně odlišitelnou linii (Ma *et al.*, 2004). Není jasné, zda tato světlá linie může ovlivňovat propustnost osemení a tím regulovat PY. Většina recentních prací se přiklání k názoru, že tato světlá linie pravděpodobně nehraje žádnou roli v regulaci PY (např. Ma *et al.*, 2004), ale bylo také pozorováno, že právě v této linii může u některých druhů docházet při porušování PY k roztržení buněk (Gama-Arachchige *et al.*, 2013a).

Ke vzniku nepropustnosti dochází ke konci vysychání semene při dozrávání (Egley, 1979). Například u jetele kavkazského (*Trifolium ambiguum*) se formuje ve chvíli, kdy je obsah vody v semeni pouze 10–15 % (Hay *et al.*, 2010) a u druhů jetel plazivý (*T. repens*) a jetel luční (*T. pratense*) při poklesu obsahu vody na 14 % (Hyde, 1954). Zároveň se v osemení některých druhů vytváří struktury, které i v průběhu vývoje semene zůstávají otevřené. Jedná se například o útvary v blízkosti klového otvoru (Egley, 1979).

Míru nepropustnosti osemení a tedy hloubku PY pravděpodobně výrazně ovlivňují podmínky, ve kterých semeno dozrávalo (Hudson *et al.*, 2015; Jaganathan, 2016). Významnou roli hraje například vzdušná vlhkost prostředí, ve kterém dozrávala semena. Bylo opakovaně pozorováno, že semena, která dozrála při vysoké vlhkosti vzduchu, mají méně hlubokou PY než semena, která dozrála při nízké vlhkosti vzduchu (D'Hondt *et al.*, 2010; Tozer & Ooi, 2014). V tomto směru jsou zajímavé výsledky experimentů, kdy byla semena ptačí nohy smáčknuté (*Ornithopus compressus*) a komonice lékařské (*Melilotus officinalis*) sebrána během vysychání před dozráním a následně uskladněna při různé vysoké vlhkosti vzduchu (Helgeson, 1932; Barrett-Lennard & Gladstones, 1964). Semena uskladněná při vysoké vlhkosti vzduchu byla stále schopná nasávat vodu a PY se u nich nevytvořila. Naopak semena skladovaná při nízké vzdušné vlhkosti se stala nepropustnými (Helgeson, 1932; Barrett-Lennard & Gladstones, 1964). Zdá se tedy pravděpodobné, že vzdušná vlhkost působí na semena při dozrávání přímo. Nelze ale vyloučit ani efekt během posklizňového dozrávání (tzv. *after-ripening*), protože v té době může vlhkost vzduchu také výrazně ovlivnit hloubku PY a semena skladovaná po dozrání při nižší vlhkosti vzduchu si vytvoří hlubší PY (Hurwitz & Gabrielith-Gelmond, 1952; Nutile & Nutile, 1947).

Množství srážek v určité oblasti ovlivňuje počet druhů rostlin, které mají vyvinutou PY. Obecně platí, že v hodně vlhkých ekosystémech jsou semena s PY poměrně vzácná. Opačně je to v sušších oblastech s příležitostnými či sezónními srážkami, kdy je důležité klíčení odložit na správné období (Garwood, 1983; Khurana & Singh, 2001). Z obrázku 1 je patrné, že PY je běžnější v suchých ekosystémech než v těch vlhkých (Jaganathan *et al.*, 2017). V tropických ekosystémech a stálezelených deštných lesích má pouze 9 % druhů rostlin PY. Oproti tomu v suchých lesích je takových druhů 33,1 %. Stejně tak nejvlhčí teplé lesy mírného pásu a opadavé lesy v mírném podnebním pásu, kde je celoročně vlhko, mají méně než 10 % druhů s PY v porovnání s více než 15 % v suchých oblastech. I přes to není možné říci, že nejsušší oblasti mají největší procento druhů s PY. Například horké pouště a polopouště v tropech tvoří druhy s PY 25,6 %, ale v suchých lesích najdeme 33,1 % druhů s PY (Jaganathan *et al.*, 2017).

Existence samotné PY byla detailně popsána u zástupců 18 čeledí krytosemenných rostlin: ledvinovníkovité (*Anacardiaceae*), oreláníkovité (*Bixaceae*), dosnovité (*Cannaceae*), cistovité (*Cistaceae*), *Cochlospermaceae*, svlačcovité (*Convolvulaceae*), tykvovité (*Cucurbitaceae*), dvojkřídláčovité (*Dipterocarpaceae*), bobovité (*Fabaceae*), kakostovité (*Geraniaceae*), hluchavkovité (*Lamiaceae*), slézovité (*Malvaceae*), lotosovité (*Nelumbonaceae*), řešetlákovité (*Rhamnceae*), mýdelníkovité (*Sapindaceae*), (shrnuto v Baskin & Baskin, 2014; Jaganathan *et al.*, 2017). Pravděpodobně je ale přítomna i u dalších krytosemenných rostlin, které nebyly detailně zkoumány.



Obrázek 1: Zastoupení semen s nepropustným osemením v tropech (levý sloupec v každé dvojici) a v mírném pásu (pravý sloupec v každé dvojici). Zleva doprava se na vodorovné ose snižuje vlhkost klimatu. TSL – tropický stálezelený les; SOTL – sezónně opadavý tropický les; TOL – tropický opadavý les; TSST – tropické suché savany a traviny; THPP – tropické horké pouště a polopouště; VTL – vlhký les v mírném podnebním pásu; TSOL – stálezelený opadavý les v mírném podnebním pásu; KV – křovinná vegetace; TST – stepi a traviny mírného podnebního pásu; TPP – pouště a polopouště v mírném podnebním pásu s chladnou zimou. Upraveno podle (Jaganathan et al., 2017).

Existuje řada faktorů, které mohou porušovat PY. K porušení PY semen některých druhů stačí jeden faktor, u jiných je nutná kombinace různých faktorů (Turner *et al.*, 2009). Narušení osemení v umělých podmínkách se nazývá skarifikace. Nejčastěji se provádí mechanicky – například je možné navodit velký tlak, který vede k prasknutí osemení, nebo lze osemení ztenčit obroušením (Busse, 1930; Hamly, 1932; Went, 1955). Existuje také tzv. chemická skarifikace, při které se využívá inkubace v žíravinách, nejčastěji v kyselině sírové (Hamly, 1932). Dále může být PY porušena teplotním šokem, např. ponořením semene do horké vody (Baskin & Baskin, 2004). Ačkoliv jsou některé tyto postupy v porušení PY velmi efektivní, tak se nejedná o přirozené faktory, se kterými by se semena v přírodě setkávala (Turner *et al.*, 2009). V přírodních podmínkách PY patrně nejčastěji porušují požár, nebo průchod trávicím traktem živočicha, tzv. endozoochorie, nebo sezónní či denní proměnlivost teplot (Baskin & Baskin, 2014; Jaganathan, 2015; Jaganathan *et al.*, 2016). Spekuluje se ale také o vlivu vyschnutí osemení v horkém a suchém prostředí (LaCroix & Staniforth, 1964; Quinlivan, 1968), dlouhé inkubace semen ve vlhku či mokru (Warrag & Eltigani, 2005; Baskin & Baskin, 2014) a o vlivu mikroorganismů, které by mohly degradovat osemení (shrnuto v Baskin & Baskin, 2014). Způsob porušení PY je druhově specifický (Jayasuriya *et al.*, 2008a, 2009b; Gama-Arachchige *et al.*, 2012). Protože vysoké teploty a endozoochorní šíření jsou nejčastějšími mechanismy porušujícími PY, budu se jim detailně věnovat v samostatných kapitolách.

2.1. Vodní propust

Vodní propust (z angl. „*water gap*“) je častá u semen s PY, která nejsou šířena endozoochorně (Baskin *et al.*, 2000). K jejímu otevření dochází za příznivých podmínek, neboť vodní propust a k ní přidružené buňky mohou fungovat jako detektor signálů z prostředí (Baskin *et al.*, 2000). Vodní propust je specializovanou anatomickou strukturou, která je součástí osemení, nebo perikarpu a je fyzicky spojena s palisádovou vrstvou buněk (Baskin, 2003). Je však morfo-anatomicky odlišena (Baskin *et al.*, 2000; Gama-Arachchige *et al.*, 2013a). Konkrétní struktura a pozice vodní propusti se u jednotlivých krytosemenných čeledí s PY výrazně liší – a to anatomicky, morfologicky i původem (Baskin *et al.*, 2000). Buňky, které jsou součástí komplexu vodní propusti, bývají heterogenní – např. palisádové buňky tvořící vodní propust u některých bobovitých (*Fabaceae*) jsou delší, než ostatní palisádové buňky ve zbytku osemení (Manning & van Staden, 1987; Martens *et al.*, 1995; Rodrigues-Junior *et al.*, 2014). Vodní propust většinou přiléhá k pupku (z angl. „*hilum*“) na bazálním pólu semene (tzn. opačné straně semene než oblast, ze které bude vyrůstat kořínek), nebo se vyskytuje v blízkosti klového otvoru, nebo v oblasti chalázy (Baskin *et al.*, 2000).

Pletiva v komplexu vodní propusti mohou být uspořádána stupňovitě (Gama-Arachchige *et al.*, 2011, 2013b). Díky tomu může jeden soubor signálů vyvolat pouze zvýšenou citlivost pletiva a až další signál způsobí nenávratné otevření vodní propusti (Gama-Arachchige *et al.*, 2011, 2013b). Faktory, které obvykle vyvolávají zvýšenou citlivost semene k enviromentálním změnám, nebo otevření vodní propusti, jsou obvykle teplota a vlhkost (Gama-Arachchige *et al.*, 2011). K otevření však nemusí dojít hned. Studie ukázaly, že semeno může cyklovat mezi zvýšenou citlivostí a téměř necitlivostí ke změnám v prostředí (Jayasuriya *et al.*, 2009a; Gama-Arachchige *et al.*, 2013b). Tento proces je anglicky označován „*sensitivity cycling*“, což lze do češtiny přeložit jako „střídání citlivosti“ (Jayasuriya *et al.*, 2009a). Střídání obou těchto stavů zajišťuje, aby semeno vyklíčilo pouze za příznivých podmínek (Jayasuriya *et al.*, 2009. Zatím není jasné, o jak častý jev se jedná. Byl zdokumentován například u semen druhů z rodu komonice (*Melilotus*) (VanAssche *et al.*, 2003) a jetel (*Trifolium*) (Hagon & Ballard, 1970; Taylor, 1981; VanAssche *et al.*, 2003) z čeledi bobovité (*Fabaceae*) a u povijnice důlkaté (*Ipomoea lacunosa*) (Jayasuriya *et al.*, 2008a) a *Cuscuta australis* (Jayasuriya *et al.*, 2008b) z čeledi svlačcovité (*Convolvulaceae*).

Vodní propust jako struktura má mnoho podob. Proto bylo popsáno mnoho variant, které se mezi sebou liší anatomicky i mechanismem otvírání. Čím více, je tato problematika zkoumána, tím je popisováno stále více možností. V důsledku toho vzniká nesourodost v terminologii. O její sjednocení se velmi zasazuje Nalin Gama-Arachchige ve svých pracích (Gama-Arachchige *et al.*, 2013a). Proto byla vytvořena kategorizace podle tvaru vodní propusti. Rozlišují se tři typy komplexu vodní propusti (obrázky 2, 4, 5). Typ I umožňuje vodě vstup do semene skrze úzký rovný

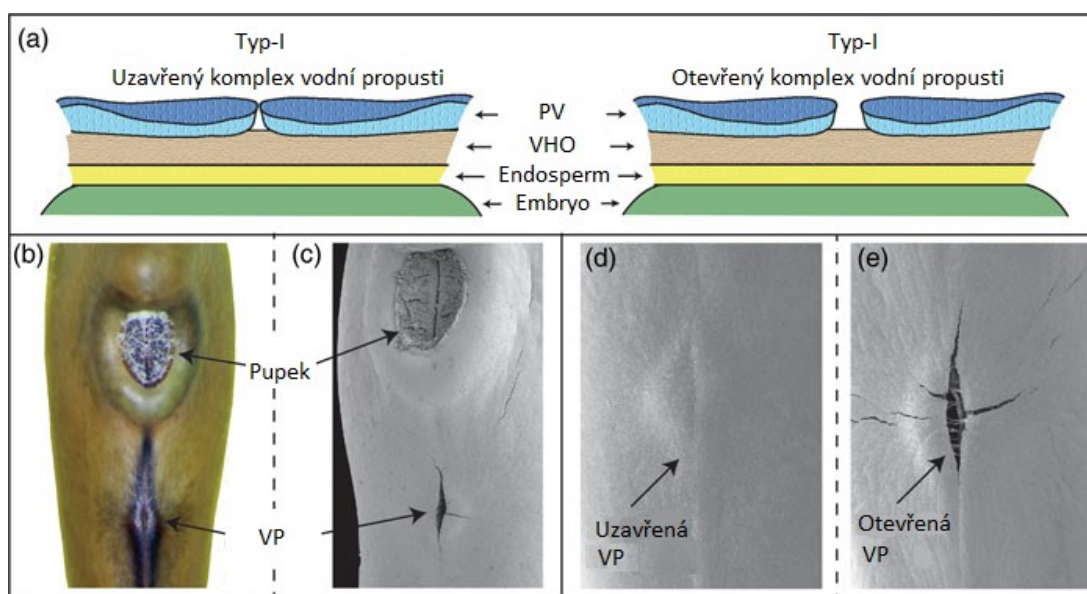
otvor, který je u dormantních semen uzavřený a při porušení PY se rozevře. Nejčastější komplex vodní propusti je ale typ II. Ten je charakteristický kruhovým nebo úzkým rovným otvorem, který před porušením PY uzavírají struktury podobné víčku tvořené palisádovými buňkami. Toto víčko (z angl. „lid“) při porušení PY odpadne. Komplex vodní propusti typu III se v typickém případě také vyznačuje otvorem, který je kruhového nebo úzkého rovného tvaru, ale před porušením PY jej uzavírá struktura plnící funkci zátky tvořená pro vodu nepropustnými sklerenchymatickými buňkami. Při porušení PY dojde o oddálení struktur tak, že vznikne prostor mezi zátkou a okolními palisádovými buňkami. Neexistuje však žádný vztah mezi typem komplexu vodní propusti a místem výskytu, nebo optimálními signály pro porušení PY (Gama-Arachchige *et al.*, 2013a). Pro lepší představu uvedu v dalších podkapitolách konkrétní příklady vodních propustí z každého typu.

Dále lze rozlišit jednoduchý a složený komplex vodní propusti (Gama-Arachchige *et al.*, 2013a). Jedná se o charakteristiku, zdali voda do semene vstupuje pouze jednou strukturou (v případě jednoduchého komplexu), nebo více strukturami u složeného komplexu (Gama-Arachchige *et al.*, 2013a). U složených komplexů vodní propusti se mohou obě asociované oblasti výrazně lišit (např. klový otvor a vodní propust čočkovitého tvaru – z angl. „lens“), což je častější jev, nebo se mohou vyskytovat ve stejném pletivu či orgánu (např. puchýřky u povijnice důlkaté) (Jayasuriya *et al.*, 2007). Vznikající otvory mohou být koordinované a otvírat se zároveň (Jayasuriya *et al.*, 2007). Většinou však dochází k tomu, že jeden otvor slouží jako primární a otvírá se pro vstup vody jako první (např. vodní propust čočkovitého tvaru) a až později se otevře i druhý, sekundární otvor (např. klový otvor) (Gama-Arachchige *et al.*, 2013a). Toto uspořádání bylo popsáno například u semen rodu zmarilka (*Cercis*) (Gama-Arachchige *et al.*, 2013a).

2.1.1. Vodní propust typu I

Typickým příkladem vodní propusti typu I jsou být někteří zástupci čeledi bobovité (*Fabaceae*), u kterých je zároveň PY nejvíce prozkoumaná. Nepropustnost osemení je zde způsobena přítomností jedné, nebo více nepropustných hydrofobních vrstev lignifikovaných makroklereid umístěných těsně u sebe (Rolston, 1978; Werker, 1980). Když dojde k porušení PY a následně nastanou příznivé podmínky, tak se makroklereidy oddálí od sebe, čímž vznikne v blízkosti pupku vstupní otvor pro vodu (obrázek 2) (Baskin, 2003). Tento otvor je u semen z čeledi bobovité čočkovitého tvaru (Gama-Arachchige *et al.* 2013). Nicméně i pupek tu může sloužit jako sekundární cesta pro vstup vody (Jaganathan *et al.*, 2018). U části semen zástupců této čeledi je hlavním faktorem pro porušení PY teplota (Hamly, 1932; Gama-Arachchige *et al.*, 2011; Jaganathan *et al.*, 2018). V případě druhů z mírného klimatického pásu musí tato semena projít dvěma teplotními režimy, aby mohla vyklíčit: chlazením a následně nízkými střídavými teplotami (Baskin,

2003). Pokud mezi těmito dvěma režimy nastane období poměrně stálých vysokých teplot, tak semeno ztrácí schopnost reagovat na střídavě nízké teploty (Baskin, 2003). Díky těmto mechanismům semeno nevyklíčí na podzim nebo pokud je uloženo příliš hluboko v půdě. Půda má totiž velmi dobré tepelně izolační vlastnosti (Auld, 1986; Auld & Bradstock, 1996) a pokud jsou semena uložena příliš hluboko v půdě, tak nejsou vystavena proměnlivým nízkým teplotám na konci zimy a opět nejsou schopna během jara vyklíčit (Baskin, 2003). V tropických oblastech ale mohou být teploty regulující PY bobovitých odlišné. U druhů *Stylosanthes humilis* a *S. hamata* ze severní Austrálie bylo pozorováno, že PY porušují vysoké a vysoce fluktuující teploty během horkého období sucha (McKeon & Mott, 1982).



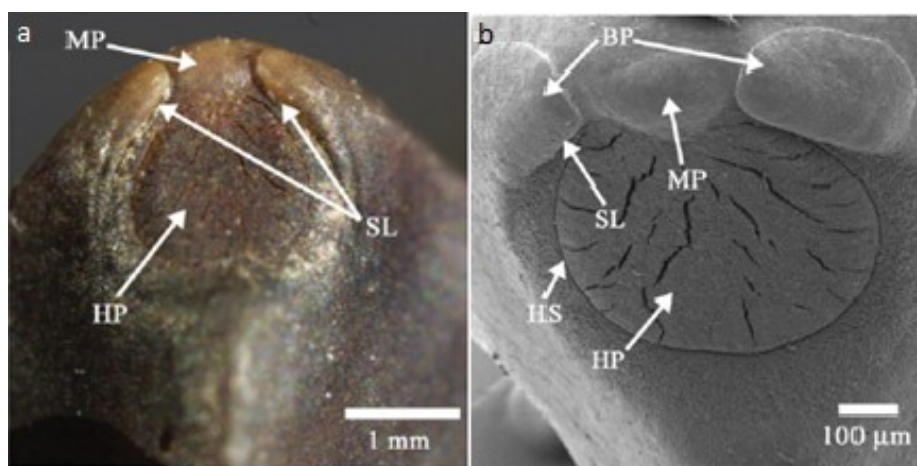
Obrázek 2: Komplex vodní propusti typu I. (a) Ilustrace pletiva otevřené a uzavřené vodní propusti typu I; (b, d) Fotografie z mikroskopu a elektronového mikroskopu uzavřené vodní propusti v podobě štěrbinu čočkovitého tvaru. (c, e) Snímky z elektronového mikroskopu ukazující otevřenou štěrbinu vodní propusti čočkovitého tvaru. Na snímcích jsou semena křehovětvece žlutého (*Cladrastis kentukea*). PV – palisádová vrstva; VHO – hlubší vrstvy osemení; VP – vodní propust. Upraveno podle (Geneve et al., 2018).

2.1.2. Vodní propust typu II

Příkladem vodní propusti typu II může být *Dodonaea petiolaris* z čeledi mýdelníkovité (*Sapindaceae*), u které se v podmínkách porušujících PY vytváří v oblasti vodní propusti poblíž pupku puchýřek (400-600 μm v průměru), který následně odpadne (Turner et al., 2009). V laboratorních podmínkách k tomu nedochází bezprostředně po prvním kontaktu s horkou vodou, ale pokud je do horké vody semeno ponořeno přibližně na čtyři sekundy (Jayasuriya et al., 2007). Semena s vytvořeným puchýřkem pak nabobtnávají výrazně rychleji než semena bez puchýřku (Turner et al., 2009). Existují ale i výjimky v podobě jednotlivých semen, která nabobtnají bez ohledu na to, zdali mají vytvořen puchýřek či nikoliv – nabízí se vysvětlení, že se jedná o semena, která měla prasklinu v osemení nebo jinou vadu, která umožnila vstup vody

do semene (Turner *et al.*, 2009). Další možné vysvětlení je, že taková semena neměla porušené osemení, ale pouze neměla vytvořenou PY, aby mohla v případě vysoké vlhkosti vyklíčit bezprostředně po disperzi z mateřské rostliny (Turner *et al.*, 2009).

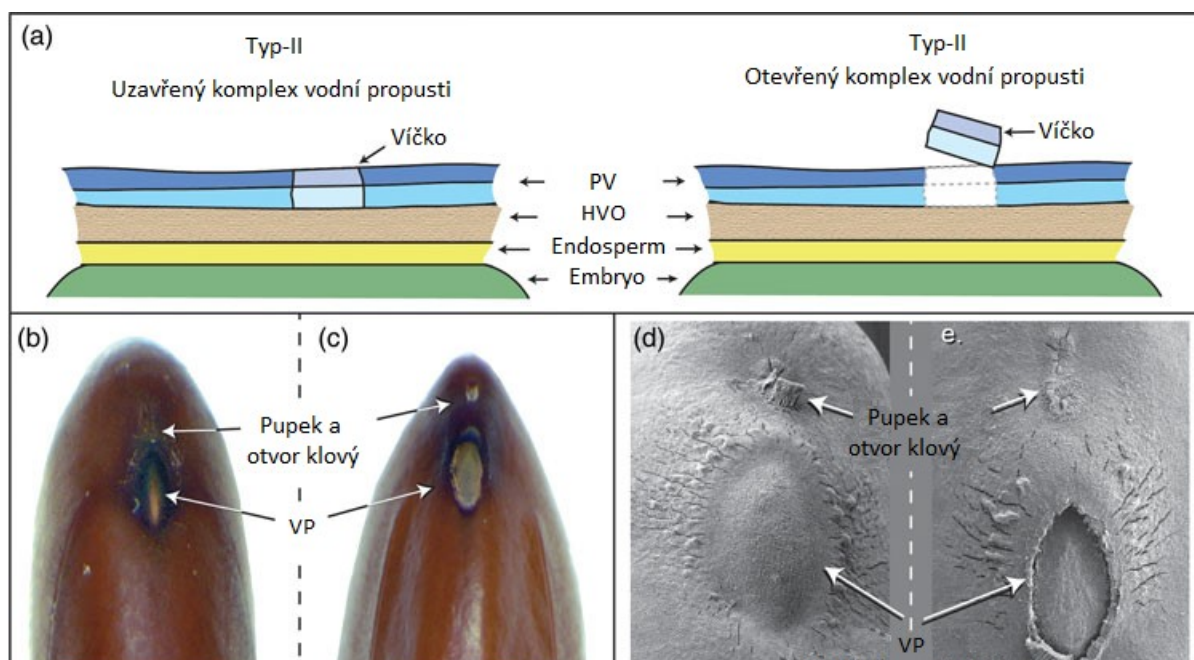
Zvláštním příkladem vodní propusti typu II je povijnice důlkatá (*Ipomoea lacunosa*) z čeledi lilkovitě (*Convolvulaceae*), která často roste jako plevel na polích. Produkuje vysoce životaschopná semena, která mohou díky PY v půdě přetrvat až 39 let (Gomes *et al.*, 1978). Aby vytrvala v půdě tak dlouho dobu, tak nesmí dojít ke skarifikaci osemení (např. mechanickým obroušením pískem) (Gomes *et al.*, 1978). V umělých podmínkách dochází k porušení PY, pokud semena projdou varem po dobu čtyř sekund, nebo pokud jsou tři hodiny uložena ve vlhkém písku při teplotě 35 °C (Jayasuriya *et al.*, 2007). Přitom dochází k netradičnímu způsobu otevření vodní propusti. Vodní propust je tvořena dvěma puchýřky (obrázek 3) (z angl. „bulge“) nacházejícími se v těsné blízkosti pupku (Jayasuriya *et al.*, 2007).



Obrázek 3: Komplex vodní propusti u suchého nedormantního semene povijnice důlkaté (*Ipomoea lacunosa*). (a) Fotografie v reálných barvách. (b) Snímek z elektronového mikroskopu. Na obrázku (b) jsou patrné praskliny v oblasti pupku, které mohou propouštět vodní páry do semene. BP – puchýřek (z angl. „bulge“); HP – zátka pupku (z angl. „hilum pad“); HS – prasklina v pupku (z angl. „hilum fissure“); MP – otvor klovy (mikropyle); SL – štěrba, kterou vstupuje voda do semene kolem puchýřku (z angl. „slit“). Převzato z (Jayasuriya *et al.*, 2007).

Samotný pupek však ještě před definitivním porušením PY plní funkci ventilu propouštějícího vodní páry (Jayasuriya *et al.*, 2009b). Štěrbiny v oblasti pupku jsou u sensitivních semen částečně otevřené a skrze ně může do semene pronikat vodní pára z vlhkého okolního vzduchu. Ta vstupuje do malých mezibuněčných prostor v endodermální vrstvě pod pupkem a jeho okolím. Zároveň ale vlivem vlhkosti dochází k expanzi struktur v oblasti pupku, které následně štěrbinu uzavrou a znemožní únik vodních par zpět do okolí. Ke stejnému uzavření pupku dochází i v případě přímého kontaktu s kapalnou vodou. Pokud jsou semena v této fázi vystavena vysoké teplotě (nad 35°C), dojde k nárůstu tlaku uvězněných vodních par natolik, že způsobí popraskání puchýřků (Jayasuriya *et al.*, 2009c). Bylo pozorováno, že u některých semen tyto praskliny vznikají

pouze po obvodu jednoho z puchýřků (Jayasuriya *et al.*, 2007). Dále vznikají praskliny v oblasti pupku. Pomocí barvicích technik však bylo pozorováno, že jako primární vstup pro vodu slouží pouze praskliny vznikající po obvodu puchýřků, neboť se obarvily pouze buňky pod vrstvou lignifikovaných makroklereid v subpalisádové vrstvě pod puchýřky (Jayasuriya *et al.*, 2007). Praskliny vznikající po obvodu puchýřků se prodlužují, až nakonec prochází skrze celé osemení – na rozdíl od prasklin v zátce pupku, které se nikam nerozšiřují. Po 30 – 60 minutách nabobtnávání se u většiny semen začínají puchýřky od osemení oddělovat (Jayasuriya *et al.*, 2007). Po jejich odpadnutí je obnažena subpalisádová vrstva, kterou tvoří papily usnadňující vstup vody do semene (Lyshede, 1984). Takový způsob vstupu vody do semene u lilkovitých (*Convolvulaceae*) je jedinečný (Jayasuriya *et al.*, 2007).



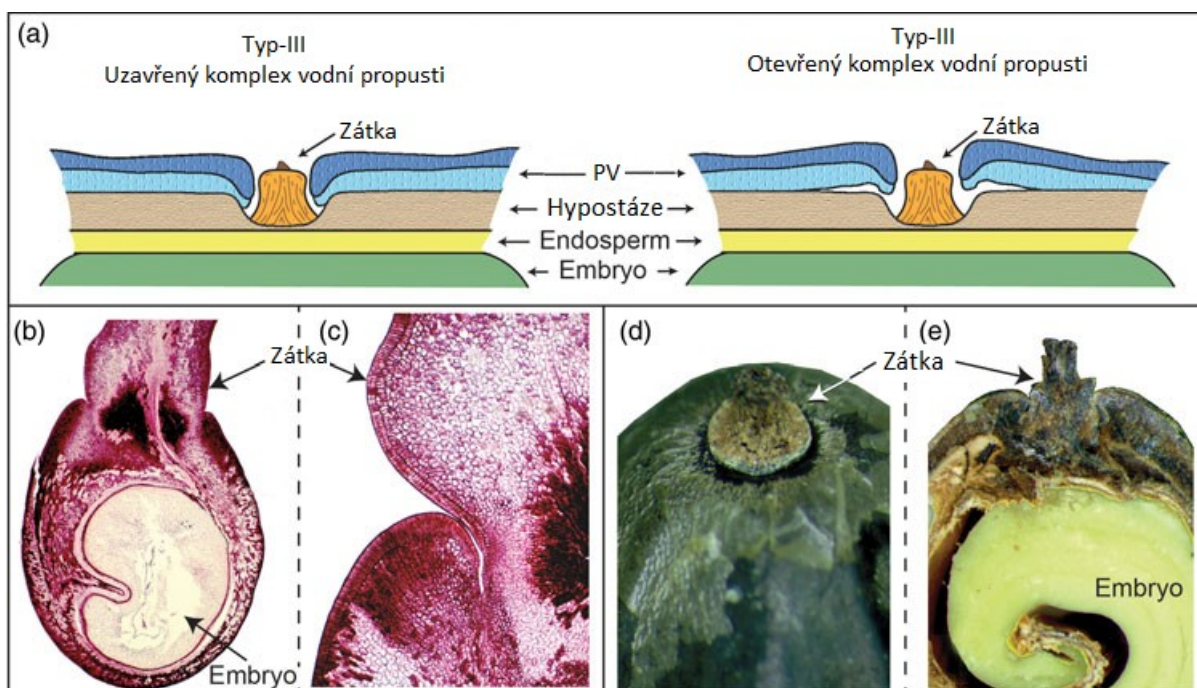
Obrázek 4: Komplex vodní propusti typu II. (a) Ilustrace uzavřeného a otevřeného komplexu vodní propusti typu II. (b, d) Fotografie a snímek z elektronového mikroskopu uzavřené vodní propusti; (c, e) otevřené vodní propusti. Na všech snímcích jsou semena albiez růžové (*Albizia julibrissin*). PV – palisádová vrstva; VP – vodní propust. Upraveno podle (Geneve *et al.*, 2018).

Tento mechanismus, kdy tlak vodních par v semeni způsobí první otevření vodní propusti, by vysvětloval chování semen některých jiných druhů a mohl by tedy být poměrně častý (Jayasuriya *et al.*, 2009b). Například u semen *Rhynchosia minima*, kde jako ventil pravděpodobně funguje otvor klový, který je umístěn těsně vedle pupku (Rangaswamy & Nandakumar, 1985). Tato oblast, která umožňuje vstup vodním parám, není kryta kutikulou. U suchých semen jsou otvor klový i štěrbina v pupku otevřeny. Pokud štěrbina v pupku u suchého semene přijde do kontaktu s vodou, tak je velmi malé množství (10 μ l) absorbováno palisádovou vrstvou. Ta v důsledku toho nabobtná a zvětšené buňky uzavřou štěrbinu. Pokud následně dojde opět k vysychání, štěrbina se

opět otevře (Rangaswamy & Nandakumar, 1985). Takové chování by mohlo umožnit vstup vodním parám, které by pak za příhodných podmínek (pravděpodobně vlhko a vysoké teploty) mohly způsobit tlak a nevratné otevření vodní propusti (Jayasuriya *et al.*, 2009b).

2.1.3. Vodní propust typu III

Většinou je v oblasti vodní propusti vytvořena zátka ze sklerenchymatických buněk osemení, které nemohou propouštět vodu (Gama-Arachchige *et al.*, 2013a; Geneve *et al.*, 2018). Ta u dormantních semen těsně přiléhá ke stěnám otvoru v palisádové vrstvě buněk (někdy i v dalších vrstvách osemení). V případě porušení dormance dojde k oddálení okrajů otvoru a zátky, což umožní průnik vody do hlubších částí semene (Gama Arachchige *et al.* 2013; Geneve *et al.*, 2018). Pravděpodobně jedinou prací, která spekuluje o možném mechanismu způsobujícím otevření vodní propusti typu III, je studie semen bavlníku (*Gossypium hirsutum*) (Christiansen & Moore, 1959). Dormantní semeno obsahuje zhruba 8 % vody a v takovém stavu by mělo být při teplotě 20 °C ve vlhkostní rovnováze se vzduchem o relativní vlhkosti 60 % (Karon, 1947; Christiansen & Moore, 1959). K porušení dormance těchto semen však dochází v teple a vlhku, například při styku s horkou kapalnou vodou. Vzniklá nerovnováha by mohla vytvořit tlak, který by mohl podporovat narušení osemení (Christiansen & Moore, 1959).



Obrázek 5: Komplex vodní propusti typu III. (a) Ilustrace uzavřeného a otevřeného komplexu vodní propusti typu III; (b, c) Vznik zátky v pupku během vývoje vajíčka; (d, e) Zátka v pupku zralého semene. Na všech snímcích jsou semena svítelného (*Koelerutera paniculata*). PV – palisádová vrstva. Upraveno podle (Geneve *et al.*, 2018).

Zajímavou variantou vodní propusti typu III, kde není vytvořena jasně odlišitelná zátka, jsou například semena vlákně ostnité (*Sida spinosa*) (Egley & Paul, 1981). Jakmile začne voda hydratovat

semeno, dojde v oblasti chalázy k vytvoření vypouklého puchýřku. Puchýřek vzniká tak, že buňky palisádové vrstvy výrazně zvětší svůj objem, což vede k vyklenutí a popraskání této vrstvy. Buňky subpalisádové vrstvy se ale nezvětšují a zůstávají na svém místě, což vede k oddělení těchto vrstev. Vnější stěny buněk subpalisádové vrstvy přitom zůstávají spojené s palisádovou vrstvou, takže dochází k roztržení buněk subpalisádové vrstvy a vylití jejich obsahu do vznikající dutiny. Praskliny vzniklé v palisádové vrstvě začnou propouštět vodu k roztrženým buňkám subpalisádové vrstvy, skrze které voda vstupuje dále do semene (Egley & Paul, 1981).

2.2. PY v požárových ekosystémech

Na 40 % povrchu planety se rozkládají ekosystémy, jejichž existence je vázaná na častý výskyt požárů (Chapin et al., 2002). Říkáme jim požárové ekosystémy (z angl. „*fire-prone ecosystem*“). Jedná se o travinné porosty, savany, mediteránní křoviny a boreální lesy v Jižní Americe, Africe a Austrálii (Archibold, 1995; Goldammer, 1993). Rostliny, které zde rostou, jsou ve většině případů tzv. pyrofyty. Takové rostliny velmi často klíčí po požáru. Část těchto rostlin si vytvořila PY jako ochranu před požárem a zároveň před vyklíčením v období mezi požáry (Baskin & Baskin, 1998). Mezi rostlinami klíčícími po požáru však nacházíme také druhy s jinými typy dormance, zpravidla s kombinovanou dormancí. Avšak PY v těchto oblastech výrazně převažuje nad ostatními typy dormance (Baskin & Baskin, 1998; Ooi, 2007). Primárním impulzem, který porušuje PY je tedy teplo vznikající při požáru. Často se v této souvislosti hovoří o prahové hodnotě teploty, které je nutné dosáhnout, aby došlo k porušení PY (Moreira & Pausas, 2012). V důsledku velkého teplotního šoku dochází k otevření vodní propusti (Auld & O'Connell, 1991).

Převážná většina pyrofytů vytváří dlouhodobou semennou banku (Liyanage & Ooi, 2017), která v půdě může přetrvat i desítky let a po disturbanci umožňuje obnovit populaci (Bell et al., 1993; Auld et al., 2000). Hloubka uložení semene v půdě přitom výrazně ovlivňuje podmínky, kterým je během požáru vystaveno. Poté, co semena dopadnou na půdu, mohou být posouvána vertikálně směrem dolů pomocí abiotických faktorů – např. déšť (Benvenuti, 2007; Marthens et al., 2008) a biotických faktorů – např. mravenci (Auld, 1986). Velká část semen poskytuje odměnu pro mravence ve formě elaisomů (Auld, 1986). V důsledku toho si je však mravenci často odnáší do mraveniště (Auld, 1986), a tak se značná část semen (více než 20 %) dostane do hloubky větší než 5 cm (Liyanage & Ooi, 2018). S hloubkou uložení v půdě souvisí především teplota, které budou při požáru semena vystavena, neboť půda má velmi dobré izolační vlastnosti (Auld, 1986; Auld & Bradstock, 1996). Semena lze pro zjednodušení problematiky rozdělit přibližně do tří skupin podle toho, zda je PY je porušena po dosažení 60 °C, 80 °C, nebo 100 °C (Auld & O'Connell, 1991). Při teplotách nad 120 °C již u většiny druhů dochází k poškození semen (Moreira et al., 2010; Ooi et al., 2014; Liyanage & Ooi, 2015).

Rozdělení semen do těchto skupin odpovídá hloubce jejich uložení v půdě. Semena, která pro prolomení PY potřebují teploty okolo 100 °C se nachází nejbližší povrchu. Do této skupiny patří především malá kulatá semena (Gómez-González *et al.*, 2016). Kulatá semena totiž mají nejmenší poměr velikosti povrchu ke svému objemu a díky tomu lépe odolávají vysokým teplotám (Gómez-González *et al.*, 2016). Silně je ovlivňuje světelná inhibice (=na světle nejsou schopna vyklíčit), musí tedy být uložena těsně pod povrchem půdy, tzn. asi v horních 2 cm pod povrchem (Auld & Bradstock, 1996; Penman & Towerton, 2008; Santana *et al.*, 2010). Pokud by na ně světelná inhibice nepůsobila, mohla by vyklíčit na půdním povrchu a pak by jim hrozilo vyschnutí (Rokich & Bell, 1995). Vysoký teplotní práh, nutný pro prolomení PY, také může sloužit jako určitý detekční mechanismus, aby semeno vyklíčilo pouze v případě, když je uloženo mělko v půdě (Liyanage & Ooi, 2018). To je zapotřebí kvůli semenáčům. Malá semena totiž dávají vzniknout malým, kompetičně slabším semenáčům (Lahoreau *et al.*, 2006). Naopak velká semena bývají uložena ve větších hloubkách, kde dochází k porušení PY při nižších teplotách (Moreira & Pausas, 2012). Mají tedy nižší teplotní práh pro porušení PY. Pokud by byla uložena mělko, tak se setkají s příliš vysokými teplotami, které je poškodí (Auld & Denham, 2006). Zakládají větší a lépe prosperující semenáče (Liyanage *et al.*, 2016), avšak klíčí pomaleji a déle trvá, než semenáče dosáhnou povrchu, což poskytuje šanci semenáčům menších semen, která klíčí dříve a rychleji z malých hloubek, více vyrůst a zmohutnět, aby následně nebyla vytlačena semenáči velkých semen (Auld & Denham, 2006). Tento trend je popsán i mimo požárové ekosystémy (Norden *et al.*, 2009).

Hloubka uložení semene nesouvisí jen s velikostí semene, ale i s dobou, kterou semeno v půdě stráví. Délka období mezi jednotlivými požáry je proměnlivá, a tak se může stát, že semena budou v půdě čekat dlouhou dobu. Starší semena jsou většinou uložena hlouběji než mladší semena (Liyanage & Ooi, 2018). U starších semen některých druhů také dochází ke snižování prahové hodnoty pro porušení dormance. Jiné druhy mohou PY ztratit úplně a nedormantní semena pak zůstávají v semenné bance a pouze čekají na příznivé podmínky pro klíčení (Liyanage & Ooi, 2017). Na druhou stranu jsou v půdě vystavena patogenům, vlhkosti a dalším faktorům, které mohou vést k tomu, že semeno bude poškozeno a nebude schopné vyklíčit (Long *et al.*, 2015). Obecně můžeme říci, že semena u nichž je porušena dormance při nižších teplotách, jsou k odumírání náchylnější (Liyanage & Ooi, 2017). Neboť při uložení v půdě rychle klesá jejich životaschopnost i prahová hodnota pro porušení dormance. U semen s vysokou teplotní prahovou hodnotou pro porušení PY, tento proces probíhá výrazně pomaleji (Liyanage & Ooi, 2017). Taková semena pak mohou čekat v půdě na svůj okamžik velmi dlouhou dobu. Zástupce pyrofytů, jejichž semena mají vysokou teplotní prahovou hodnotu, se nachází v čeledích bobovité (*Fabaceae*), cistovité (*Cistaceae*), slézovité (*Malvaceae*) a řešetlákovité (*Rhamnaceae*) (Baskin & Baskin, 2014; Ooi, 2007; Turner *et al.*, 2013;).

Rozlišení prahových hodnot pro porušení PY by mohlo umožňovat koexistenci druhů v požárových ekosystémech (Trabaud & Oustric, 1989; Herranz *et al.*, 1998; Hanley *et al.*, 2003; Ooi *et al.*, 2014). Obdobný trend ale mohl vzniknout nejen mezi druhy, ale i uvnitř druhu. Pokud je u části semen PY porušena při 60 °C a u zbytku semen při teplotách blížících se 80 °C, tak semenná banka lépe přetrvává v půdě a po určitém teplotním stimulu vyklíčí jen část semen (Tavşanoğlu & Serter Çatav, 2012; Liyanage & Ooi, 2015). Semena s vysokou teplotní hranicí pro porušení PY klíčí po velkém požáru výrazně více než semena s nízkým teplotním prahem (Moreno & Oechel, 1991; Hanley *et al.*, 2003; Paula & Pausas, 2008). Dále diverzitu podporuje skutečnost, že na tvaru i velikosti semene závisí i míra klíčivosti (Hanley *et al.*, 2003; Tavşanoğlu & Serter Çatav, 2012). Vyšší klíčivost se vyvinula u podlouhlých oválných semen (Gómez-González *et al.*, 2011). V evoluci tedy musel být tlak na vznik rozdílných teplotních prahů pro porušení PY u různých semen a to jak mezi druhy, tak v rámci druhů (Liyanage & Ooi, 2018).

U zástupců čeledí s PY, jejichž semena klíčí po požáru, rozlišujeme z hlediska populační ekologie dvě základní strategie. U druhů, které v angličtině označujeme jako „*facultative seeders*“, požár přežívají převážně dospělí jedinci. Tyto druhy nejsou příliš závislé na semenné bance (Vesk & Westoby, 2004). U druhů, které v angličtině označujeme termínem „*obligate seeders*“, požár přežívají pouze semena (Vesk & Westoby, 2004). Semena „*facultative seeders*“ nemají příliš silnou vazbu na oheň a dormance bývá porušena při nižších teplotách, často již při 60 °C (Ooi *et al.*, 2014). Takových teplot může být dosaženo nejen při požáru, ale i v průběhu horkých letních dní (Ooi *et al.*, 2014). Pokud jsou tato semena vystavena teplotám okolo 100 °C, což je hodnota, které půdní prostřední v horních vrstvách (1-3 cm) při požáru běžně dosahuje (Shea *et al.*, 1979; Moreno & Oechel, 1991; Bradstock & Auld, 1995), tak semena „*facultative seeders*“ mají vysokou mortalitu (Ooi *et al.*, 2014). Proto je potřeba, aby byla uložena v půdním horizontu hlouběji než pouze v povrchových vrstvách (Ooi *et al.*, 2014). Výzkum na *Gompholobium latifolium*, *Dillwynia floribunda*, *Pultenaea stipularis* a třech druhů z rodu *Bossiaea* ukázal (Ooi *et al.*, 2014), že u zástupců těchto druhů po požáru klíčí téměř všechna, nebo úplně všechna semena, která se nachází v semenné bance (Ooi *et al.*, 2014). Pokud v půdě zůstává část semen, u nichž k porušení dormance nedošlo, pak se většinou jedná jen o velmi malou část - asi o 2 % (Ooi *et al.*, 2014). Porušení PY semen „*obligate seeders*“ je závislé na velkých intenzivních požárech (Ooi *et al.*, 2014). Proto jsou tyto druhy adaptované na dlouhá období mezi jednotlivými požáry (Lamont *et al.*, 1991). Než dojde k dalšímu požáru, tak semeno vyklíčí, vyroste z něj rostlina, která dospěje a vytvoří vlastní semena, která vytvoří semennou banku (Lamont *et al.* 1991). Na příkladu čtyř druhů akácií (*Acacia*), *Dodonaea triquetra* a *Pomaderris discolor* se ukázalo (Ooi *et al.*, 2014), že u „*obligate seeders*“ po požáru neklíčí všechna semena, ale významná část (průměrně 21 %) zůstává v půdě jako „pojistka“ (Ooi *et al.*, 2014). „*Obligate seeders*“ jsou totiž nejvíce citlivé ke změnám v dynamice semenné banky, protože jsou na ní v případě požáru zcela závislé (Auld *et al.*, 2000). Pokud

by však další požár nastal dříve, než dojde k obnovení semenné banky, tak populace nejspíše nezanikne a obnoví se z dříve nevyklíčených semen. Někteří „obligate seeders“ vyskytující se v mediteránních křovinách mají vyvinuté mechanismy pro zesílení hořlavosti (Saura-Mas *et al.*, 2010; Pausas *et al.*, 2012), kterými mohou zvyšovat teplotu v půdě při požáru. To vede k poškození či zabití dospělých jedinců konkurenčních druhů a možná také k zabití semen ostatních rostlin, což sníží kompetici pro semenáče (Moreno & Oechel, 1991; Lloret & López-Soria, 1993). Zvýšení teploty také zajistí, aby byla PY skutečně porušena a následně semena mohla vyklíčit (Moreira & Pausas, 2012).

Na základě pozorování „facultative seeders“ rostoucích v mediteránních oblastech vznikla také tzv. letní hypotéza (anglicky „summer hytophesis“) (Bradshaw *et al.*, 2011; Moreira & Pausas, 2012). Předpokládá, že oheň je v mediteránních ekosystémech poměrně nový fenomén a objevil se až po příchodu člověka (Bradshaw *et al.*, 2011). Proto vysoký teplotní práh pro prolomení dormance musel být evolučně formován mnohem původnějším prvkem v krajině – kumulací vysokých letních teplot (Bradshaw *et al.*, 2011). Během horkých letních dní povrch půdy běžně dosahuje 40 °C–60 °C (Tieu *et al.*, 2001; Baeza & Roy, 2008), avšak teplo se může kumulovat, a nakonec mít stejný efekt jako požár, kdy je dosaženo i teplot 150 °C v hloubce 1 cm, 100 °C ve 2,5 cm a 50 °C v 5 cm (Trabaud, 1979). V současné době k porušení dormance v důsledku působení vysokých teplot patrně dochází u 7–49 % semen v závislosti na druhu (Ooi *et al.*, 2014). Letní hypotéza praví, že porušení PY v důsledku vysokých teplot se v některých požárových ekosystémech vyvinulo nezávisle na porušení dormance ohněm (Buhk & Hensen, 2006; Luna *et al.*, 2007; Bradshaw *et al.*, 2011). Kumulace vysokých teplot bude PY porušovat až na konci léta, kdy jsou podmínky pro klíčení a následný vývoj semenáčů příznivé (Auld & Bradstock, 1996; Santana *et al.*, 2010). Oproti tomu požár může vypuknout kdykoliv a semena by pak mohla po jediném dešti uprostřed jinak suchého léta vyklíčit do velmi nepříznivých podmínek. Proto se porušení dormance letními teplotami může jevit výhodnější (Auld & Bradstock, 1996; Santana *et al.*, 2010). Nicméně, i když je dormance porušena, ke klíčení dojde pouze za příznivých podmínek tzn. například za dostatečné půdní vlhkosti, což málo kdy způsobí ojedinělý déšť (Baskin & Baskin, 1998; Fenner & Thompson, 2005; Thompson & Ooi, 2010). Letní hypotéze dále odporuje řada skutečností. Například to, že jedinci rostoucí v teplejších podmínkách mají vyšší prahové hodnoty pro porušení PY než jedinci stejného druhu z chladnějších oblastí (Ooi *et al.*, 2012). Podmínky, v jakých vyrůstala mateřská rostlina, a v jakých se následně vyvíjelo semeno, v takových případech určují výši prahové teploty, kdy dojde k porušení dormance (Ooi *et al.*, 2012). Tato adaptace má zajistit, aby většina semen zůstala v semenné bance, dokud nenastane požár a tak nedocházelo k porušení dormance vlivem kumulace vysokých letních teplot (Ooi *et al.*, 2012). U druhů z čeledi cistovité (*Cistaceae*) bylo pozorováno, že klíčivost semen výrazně více stimuluje oheň než vysoké teploty (Auld & Bradstock, 1996; Baeza & Roy, 2008). U čeledi bobovité (*Fabaceae*) klíčila v odpovědi na vysoké letní teploty větší část semen než u cistovitých (*Cistaceae*), ale i zde byl klíčící podíl semen výrazně menší oproti množství

semen klíčících po požáru (Auld & Bradstock, 1996; Baeza & Roy, 2008). Je však možné, že tato semena měla kromě fyzikální dormance také fyziologickou dormanci, a proto semena reagovala na oheň jinak než na vysoké letní teploty. Dalším argumentem proti zmíněné letní hypotéze jsou výsledky výzkumů, které naznačují, že oheň je starověkým fenoménem i v mediteránních oblastech (Pausas & Keeley, 2009; Bond & Scott, 2010) a že měl zásadní vliv na formování vlastností rostlin (He *et al.*, 2011, 2012; Pausas & Schwillk, 2012). Navíc není žádný důkaz o tom, že by vysoké letní teploty byly původnější než požáry a přepokládaná teplá léta jsou v mediteránních ekosystémech často spojena s požáry (Moreira & Pausas, 2012). Dle současných poznatků stojí proti letní hypotéze nezanedbatelné množství argumentů, a proto není možné ji prohlásit za jednoznačně platnou. Na druhou stranu existují argumenty, které ji podporují. Většina vědců s letní hypotézou v současné době nepracuje. Je však možné, že pravda stojí na obou stranách a porušení PY vysokými teplotami mohlo vzniknout opakovaně u různých druhů – v reakci na letní teploty i na požár (Moreira & Pausas, 2012).

2.3. Endozoochorie

Endozoochorie označuje způsob šíření semen, při kterém jsou pozřena živočichem a následně defekována na jiném místě. Trávicí trakt živočichů ale představuje silně korozivní prostředí a semena se tomu přizpůsobují tvorbou tvrdého nepropustného osemení vytvářejícího PY či méně často kombinovanou dormanci. Nejčastějšími šířiteli endozoochorních semen jsou plodožraví obratlovci – savci, ptáci, plazi. Většina z nich sežere zralý dužnatý plod a po nějakém čase defekuje semena (Pakeman *et al.*, 2002; Samuels & Levey, 2005). Jedná se o častou adaptaci rostlin, která má zásadní vliv na jejich vlastnosti (Fenner & Thompson, 2005; Traveset *et al.*, 2007; Van der Pijl, 1982). Přibližně 27 % krytosemenných a 64 % nahosemenných taxonů si vytvořilo plody, které jsou atraktivní pro živočichy (Traveset *et al.*, 2007). Endozoochorně ale mohou být šířena také semena některých rostlin, které nemají dužnaté plody. Například, pokud živočich sežere celou rostlinu i s plody (Corral *et al.*, 1989), nebo tzv. mimetická semena, která napodobují jedlé plody, ale neposkytují žádnou odměnu (Pizo *et al.*, 2020). Je možné, že se u některých těchto druhů vyvinula PY v podobě tvrdého osemení původně jako obrana před predátory semen a až sekundárně začala plnit roli v disperzi semen (Paulsen *et al.*, 2013). Pokud jsou totiž semena uložena pod povrchem půdy, tak je křečci (*Phodopus*) najdou pouze v případě, kdy mají semena porušenou PY a propustné osemení. Je tedy pravděpodobné, že PY zamezuje šíření nějakých těkavých látek ze semen (Paulsen *et al.*, 2013).

Uvádí se, že endozoochorní způsob šíření semen má dvě velké výhody: šíření semen na dlouhou vzdálenost a zvýšení klíčivosti semen. Šíření na dlouhou vzdálenost umožňuje rostlinám kolonizaci nových území (Howe & Smallwood, 1982; Traveset *et al.*, 2007). Zároveň je tímto způsobem zabráněno kompetici mezi semenáčem a mateřskou rostlinou (Howe & Smallwood, 1982; Traveset *et*

al., 2007). Tím je snížena postdisperzní mortalita semenáčů (Razanamandranto *et al.*, 2004). Dále je postdisperzní mortalita snížena díky nižší kompetici s dalšími semenáči o prostor a o světlo. Přitom se vždy nemusí jednat pouze o primární disperzi živočichem, který sežral semena. Na Kanárských ostrovech je mnoho semen s PY konzumováno veleještěrkami (*Gallotia*). Tito ještěři slouží jako potrava dvěma druhům ptáků – ťuhýku pustinnému (*Lanius meridionalis*) a poštolce obecné (*Falco tinnunculus*) (Nogales *et al.*, 1998; Padilla & Nogales, 2009; Padilla *et al.*, 2012). Potravní chování se u těchto druhů liší, což ovlivňuje disperzi semen na dlouhou vzdálenost. Když ještěrku uloví poštolka, tak si svoji kořist odnese na vyvýšené místo. Zde vyvrhne vnitřnosti, které obsahují semena, a zbytek ještěrky sežere. Tento proces vede k tomu, že většina semen není poštolkou pozřena. To je pro semena výhodné, neboť neprochází jejím trávicím traktem, kde by došlo ke snížení jejich životaschopnosti, ale jsou šířena na velkou vzdálenost. Oproti tomu ťuhýk konzumuje celou ještěrku a semena tak mohou být poškozena ještě jeho trávicím traktem, ale také zanesena do větší vzdálenosti a do odlišného prostředí (Padilla & Nogales, 2009).

Pozitivní efekt endozoochorního šíření na klíčení semen může být zapříčiněn několika faktory. V trusu se nachází velké množství vody i živin, což by semenáčům mohlo poskytovat příhodné podmínky pro klíčení (Razanamandranto *et al.*, 2004). Příkladem je výzkum prováděný na štírovníku tenkolistém (*Lotus tenuis*). Jeho nedormantní semena v čerstvě defekovaném trusu, který se nacházel na suché půdě, začala klíčit (Vignolio & Llobet, 2011). Pravděpodobně k tomu došlo právě díky vlhkosti v trusu (Vignolio & Llobet, 2011). Alternativní vysvětlení, proč trus zvyšuje klíčivost, praví, že trus potlačuje konkurenční druhy (např. trávy), neboť leží na nich. Tím se snižuje kompetice o světlo, prostor a živiny, čímž by mohlo docházet k podněcování klíčení semene (Loth *et al.*, 2005). Toto vysvětlení by mohlo platit pro zvýšenou klíčivost akácie zkroucené (*Acacia tortilis*) nacházející se pod sloním trusem (Loth *et al.*, 2005). Oproti tomu v případě *Acacia sieberiana* klíčilo více semen, pokud byla umístěna v samotné půdě do hloubky 1 cm pod povrchem, než pokud na půdě ležel trus dobytka (Grellier *et al.*, 2012). Trus by ale mohl zvyšovat klíčivost semen také dalšími mechanismy, například zvýšením obsahu živin a výsledky uvedené studie (Loth *et al.*, 2005) proto nelze jednoznačně interpretovat jako efekt snížené kompetice. Projití trávicím traktem zároveň velmi často porušuje PY a tím umožňuje klíčení semen (Schupp, 1993; Traveset, 1998). K porušení PY pravděpodobně dochází v důsledku kombinace více faktorů – mechanického obroušení osemení o střevní stěnu, chemického narušení osemení v průběhu trávení (Rolston, 1978; Agami & Waisel, 1988; Barnea *et al.*, 1990) a vysokou teplotou (Janzen, 1981). Jednotlivé faktory se uplatňují různou měrou v závislosti na typu živočicha i druhu rostliny. Dalším možným vysvětlením vyšší klíčivosti semen je, že v trávicím traktu dojde k odstranění dužiny plodu a spolu s ní i sloučenin, které jsou v dužině obsaženy a zabraňují klíčení. Tyto sloučeniny mohou potlačovat klíčivost tím, že vytváří nepříznivé prostředí (vysoký osmotický tlak, nízké pH), nebo přímo inhibují biochemické dráhy vedoucí ke klíčení (Evenari, 1949; Cipollini & Levey, 1997).

V takovém případě je tedy možné, že se uplatňuje nejen PY, ale také jiné typy dormance. Avšak u některých druhů se stává, že i poté, co semena projdou trávicím traktem a jsou vyloučena s trusem, zůstanou dormantní a neklíčí. Například pouze 6 % semen retamy pravé (*Retama raetam*) je schopno po projití trávicím traktem zajíce okamžitě klíčit (Izhaki & Ne'eman, 1997). 44 % semen bylo schopno klíčit, pokud po projití trávicím traktem a defekaci, byla ještě skarifikována. To znamená, že pouze sežrání a následná defekace zajícem k porušení PY nestačily (Izhaki & Ne'eman, 1997). Podobné výsledky byly získány i výzkumem na semenech *Acacia lingulata*, která byla odebrána z trusu ptáků. Když byla následně mechanicky skarifikována, vykazovala výrazně vyšší klíčivost (Letnic 2000). Pozitivní efekt skarifikace ukazuje na existenci PY, ale mechanismus ani faktor, který by u těchto druhů mohl porušovat PY do defekaci, nejsou známy.

Endozoochorie nicméně neznamená pouze výhody, protože ne všechna semena průchod trávicím traktem přežijí. Nezanedbatelná část semen je při průchodu trávicím traktem poškozena v takovém rozsahu, že následně již nejsou schopna vyklíčit (Razanamandranto *et al.*, 2004; Jaganathan *et al.*, 2016). V takovém případě se jedná o predaci semen (Lynes & Campbell, 2000). Vliv na přežití semen v průběhu průchodu trávicím traktem má i to, zdali je živočich hladový či nikoliv. Hladoví živočichové mají aktivnější trávení a stráví tak větší množství semen (Agami & Waisel, 1988). Herbivorem mohou být sežrána i semena, která již mají porušenou PY a v půdě pouze čekají na příznivé podmínky prostředí, aby mohla začít klíčit. V takovém případě většinou v trávicím traktu sice rychle vyklíčí, neboť je zde vhodná teplota i vlhkost. Nicméně jsou záhy zabita trávicími procesy, nebo při defekaci (Janzen, 1981; Janzen *et al.*, 1985).

Při endozoochorii na semena působí trávení živočichů v několika krocích. Prvním krokem je žvýkání plodů, a tedy i semen, v tlamě. Příkladem mohou být výsledky výzkumu semen akácie zkroucené (*Acacia tortilis*). Pokud semena sežrala impala (*Aepyceros melampus*), tak přežilo pouze 5 % (Jarman, 1987). Pokud však byla semena sežrána slonem, tak většina semen prošla trávicím traktem aniž byla poškozena (Lamprey *et al.*, 1974). Tento rozdíl může být způsoben tím, že čím menší má živočich tlamu, tím více semen přijde do kontaktu se zuby, budou více žvýkána a tím jim více hrozí poničení (Jarman, 1987; Gardener *et al.*, 1993a). Výrazně poškozené osemení v důsledku žvýkání totiž může být důvodem, proč semeno následný průchod trávicím traktem nepřežije (Janzen, 1981). U jiných druhů ale může být žvýkání či okousání semen prospěšné. Mnoho malých hlodavců semena pouze okouše, ale nekonzumují je celá (Miller, 1995). V takovém případě může docházet ke zvýšení klíčivosti semen s PY díky narušení osemení. Pokud byla semena akácií (akácií zkroucené - *Acacia tortilis* a akácií arabské - *Acacia nilotica*) pouze ohlodána hlodavcem, tak vykazovala vyšší klíčivost, než semena s neporušeným osemením (Miller, 1995). Mohlo by se tedy zdát, že pouze ohlodání by mohlo být pro porušení PY semen výhodnější než sežrání (Janzen, 1981). Tato hypotéza však nebyla potvrzena výsledky dalších výzkumů. Semena, která byla ohlodána, sežrána a defekována, klíčila ještě více než

pouze ohlodaná semena (Janzen, 1981; Miller, 1995). Je tedy možné, že se efekt žvýkání či ohlodání liší u různých druhů.

Dalším krokem je již vlastní průchod semen trávicím traktem. Jeden možný mechanismus, který by mohl porušovat PY, je mechanické obrušování osemení o střevní stěny (Razanamandranto *et al.*, 2004). Mezi herbivory se liší průměr střeva. V důsledku toho se liší i množství semen, které přijde do kontaktu se střevní stěnou (Razanamandranto *et al.*, 2004). U tenčího střeva přijde do kontaktu se střevní stěnou větší množství semen a jsou tak více vystavena mechanické skarifikaci (Coe & Coe, 1987; Simao Neto *et al.*, 1987; Miller, 1995). Proto například množství semen, které přežijí průchod trávicím traktem ovce, je výrazně nižší, než množství semen vylučované dobyt看kem (Razanamandranto *et al.*, 2004). V případě velkých savčích herbivorů, jako jsou sloni a koně, jejich velké střevo umožňuje průchod více semen, aniž by semena byla odřena o střevní stěnu. Teoreticky to vysvětluje vysoké množství životaschopných semen v trusu velkých herbivorů (Janzen, 1982; Miller, 1995). Naopak malí herbivoři většinou mají úzké střevo, což zvyšuje pravděpodobnost mechanického odření semene o střevní stěnu. Výsledkem je více zničených semen v trusu menších herbivorů (Miller, 1995).

Úspěšné porušení PY během průchodu trávicím traktem bývá nejčastěji připisováno kyselému prostředí trávicího traktu herbivora, kde dochází k chemickému narušení osemení a semeno se stává propustné pro vodu (Gardener *et al.*, 1993b; Razanamandranto *et al.*, 2004; Robles *et al.*, 2005; Goddard *et al.*, 2009). U savců je v žaludku přítomná kyselina chlorovodíková (HCl), která hraje zásadní roli v trávení potravy (Ali *et al.*, 2011). Právě HCl by mohla způsobovat chemické narušení osemení u endozoochorních semen. Tuto domněnku podporují laboratorní pokusy, kdy byla semena vystavena samotné HCl. V důsledku toho došlo u různých druhů rostlin k rozrušení osemení a zvýšení klíčivosti (např. Ali *et al.*, 2011; Jaganathan *et al.*, 2019). Efekt chemického prostředí trávicího traktu však nemusí být způsoben pouze HCl, protože se v trávení uplatňují také různé enzymy. Některé práce proto simulují efekt trávicího traktu roztokem pepsinu v HCl (Venier *et al.*, 2012).

Semena se k endozoochorii nepřizpůsobují pouze tvorbou tvrdého osemení (a tedy většinou PY), ale také svým tvarem a velikostí. Byla pozorována negativní korelace mezi velikostí semene a množstvím defekovaných semen (Cox *et al.*, 1993; Pakeman *et al.*, 2002; Manzano *et al.*, 2005). To je pravděpodobně způsobeno tím, že čím jsou semena menší, tím více jich herbivor může sežrat a později i vyloučit (Russi *et al.*, 1992; Mouissie *et al.*, 2005; Bruun & Poschlod, 2006; Peguero & Espelta, 2014). Malá semena kromě toho přežívají projití trávicím traktem lépe než velká semena. Pravděpodobně je to proto, že díky své malé velikosti prochází střevem snadněji a rychleji, což jim dává vyšší šanci na přežití (Jakobsson & Eriksson, 2000). Malá semena také mají větší šanci, že budou při průchodu trávicím traktem méně poškozena (Russi *et al.*, 1992; Gardener *et al.*, 1993b). To potvrzuje i výzkum prováděný na kravách, kdy malá semena lépe prochází skrze bachor a čepce do dalších částí trávicího traktu, než by procházela velká semena (Poppi *et al.*, 1985). Existují ovšem i studie, které

se domnívají, že velikost semene není důležitá pro životaschopnost po projití trávicím traktem. Tvrdí, že velká semena jsou stejně nebo dokonce i více životaschopná v porovnání s malými semeny díky mohutnějšímu osemení (Cardoso *et al.*, 2008; D'Hondt & Hoffmann, 2011). Endozoochorně jsou totiž šířena i větší semena. U těchto semen vzniká mohutnější osemení, což jim umožňuje také přežít průchod trávicím traktem (Coe & Coe, 1987; Gardener *et al.*, 1993b; Miller, 1995). Tento názor podporuje skutečnost, že nebyl nalezen silný vztah mezi velikostí semene a pravděpodobností jeho přežití, pokud dojde k defekaci většího množství semen různých druhů rostlin, která se lišila velikostí i tvarem (D'Hondt & Hoffmann, 2011). Endozoochorně tedy mohou být šířena jak malá semena s tvrdým, ale tenkým nepropustným osemením, tak velká semena, pokud jsou schopna vytvářet mohutné osemení.

Vliv má také tvar semen. Kulatý tvar umožňuje snadnější posouvání střevem a taková semena v něm díky tomu stráví kratší dobu (Razanamandranto *et al.*, 2004). Obecně je v defekovaném materiálu velmi málo semen výrazně podlouhlého tvaru (Gardener *et al.*, 1993b). Příkladem jsou semena *Prosopis africana* (Razanamandranto *et al.*, 2004). Množství semen, které bylo defekováno ovci, nebo kozou, bylo závislé na délce semene (Simao Neto *et al.*, 1987). Čím byla semena kratší, tím více bych prošlo trávicím traktem a nebyla strávena. Tato závislost na velikosti semene nebyla pozorována u dobytka (Simao Neto *et al.*, 1987). Nicméně na význam tvaru a velikosti semene panují rozličné názory a je potřeba udělat více výzkumů. Je také možné, že kulatá semena by mohla lépe odolávat agresivnímu prostředí také díky malému poměru povrch/objem, což může snižovat investici zdrojů do tvorby osemení. Bohužel jsem nenašla práci, která by s touto myšlenkou pracovala. Jako nejvhodnější přizpůsobení pro endozoochorii se nicméně jeví malá a kulatá semena. Jejich výhodou je, že snadno prochází trávicím traktem.

Velká část semen je konzumována více druhy živočichů a podmínky, kterým je semeno vystaveno uvnitř živočicha, se mezi různými druhy živočichů liší. Druh herbivora tedy ovlivňuje přežívání semen i jejich schopnost klíčit. Ačkoliv chemické složení a uspořádání střeva je u většiny savčích herbivorů velmi podobné, jednotlivé druhy se výrazně liší nejen průměrem střeva, ale také délkou trávení. Zda bude následně semeno schopné vyklíčit, záleží také na tom, kolik času v trávicím traktu semeno stráví (Janzen *et al.*, 1985; Campos & Ojeda, 1997; Cosyns *et al.*, 2005). Čím méně času semeno v trávicím traktu stráví, tím je větší pravděpodobnost, že to přežije, protože na něj kratší dobu působí mechanická i chemická skarifikace (Gardener *et al.*, 1993b; Murray *et al.*, 1994; Doucette *et al.*, 2001; Razanamandranto *et al.*, 2004). Avšak semena s mohutnějším osemením bývají adaptována na delší průchod trávicím traktem, aby došlo k porušení PY a mohla vyklíčit (Cardoso *et al.*, 2008; D'Hondt & Hoffmann, 2011). Plodožraví živočichové mají často krátké střevo, rychlé trávení potravy a semena jejich trávicím traktem díky tomu prochází velmi rychle (Simao Neto *et al.*, 1987). Délka trávení však také závisí na velikosti těla herbivora (Cosyns *et al.*, 2005). Osli, koně a velký dobytek tráví

potravu v průměru 66 hodin. Ovce tráví potravu v průměru 57 hodin a králík pouhých 17 hodin. Malá semena (< 3 mg) lépe přežívají sežráním menšími herbivory jako králíkem (Cosyns *et al.*, 2005), ovci (Pakeman *et al.*, 2002), kopytníkem (Cosyns *et al.*, 2005), nebo ptákem (Swank & Virginia, 1944; Krefting & Roe, 1949). Tito živočichové si zároveň malá semena preferenčně vybírají (Pakeman *et al.*, 2002).

Přízpůsobení semen k endozoochorii může ovlivnit řadu dalších faktorů. Významný vliv může mít např. na hloubku uložení semen v půdě. Někteří živočichové trus zahrabávají, čímž se semeno dostává hluboko pod povrch půdy. Jiné druhy živočichů, například velcí savci a ptáci, primárně defekují na půdní povrch a semena na něm zůstávají ležet. Například semena *Acacia constricta* se po defekování tarbíkomysí (*Dipodomys*) ocitnou zahrabána nejčastěji v hloubce 2–4 cm pod půdním povrchem (Cox *et al.*, 1993). Hloubka uložení v půdě pak může ovlivňovat následné klíčení či porušení dormance.

Určitou výhodou endozoochorie může být také alespoň částečná ochrana semen před napadením hmyzem. Semena jsou často vystavena predaci hmyzem, jako jsou nosatci (Coleoptera: Curculionidae) a zrnokazi (Coleoptera: Bruchidae) (Traveset, 1992; Miller, 1996). Ti často napadají semena již během dozrávání nebo těsně po něm. Sežráním semen velkým živočichem zabije hmyz, který by jinak pokračoval k poškozování semen (Halevy, 1974; Lamprey *et al.*, 1974; Hoffman *et al.*, 1989). Efekt působení hmyzu na semena ale nemusí být vždy negativní. Pozorování prováděná na různých druzích – například na různých druzích bavlníku (*Gossypium*) ukázala, že někteří nosatci a zrnokazi mohou napadnout semena v tobolkách a částečně okousaná semena pak vyklíčí v průběhu prvního období dešťů, narozdíl od nepoškozených semen, která zůstávají dormantní (Karban & Lowenberg, 1992). Také bylo pozorováno, že i hmyz může být vhodným vektorem šířícím semena endozoochorně. Například koníkovití (*Rhaphidophoridae*) endozoochorně šíří velice drobná semena některých heterotrofních rostlin čeledí vstavačovitě (*Orchidaceae*), vřesovcovitě (*Ericaceae*) a zárazovitě (*Orobanchaceae*) (Suetsugu, 2018b,a). Není však jasné, jestli se u těchto semen vyskytuje PY.

Na závěr této kapitoly bych ráda uvedla, že se jedná o velmi obtížně studovatelnou adaptaci. Výzkum se většinou provádí na domestikovaných živočiších, kteří však nejsou hlavními šířiteli semen v přírodě. Kromě toho se mnoho prací ve svých výsledcích rozchází. Důvodů může být řada, například rozdíly v chování semen mezi různými druhy rostlin či rozdíly v trávení mezi různými druhy živočichů. Některé práce používají čerstvě sklizená semena, jiní pracují se staršími semeny. Někteří semena po defekaci omyli a pracovali s čistými semeny, jiní ne. Zároveň je u studovaných semen málokdy určován druh dormance, a tak v mnoha studiích není jasné, zdali se týkají semen s PY, nebo s kombinovanou dormanci.

Závěr

Semena s fyzikální dormancí (PY) najdeme v mnoha různých ekosystémech. Počet rostlin, u kterých se vyskytuje tato forma dormance, je však velmi těžké určit. Často má semeno kombinaci více různých typů dormance a to, zda se skutečně jedná pouze o PY, nelze určit pouze na základě morfologie osemení. I když se všechna semena s PY vyznačují tím, že jsou chráněna nepropustným osemením, tak faktory, které PY porušují, jsou značně rozdílné. Dají se však rozdělit na dva základní: chemické a mechanické porušení. Příkladem chemického porušení PY mohou být děje působící při endozoochorii. Tato semena k nabobtnání nepotřebují otevření specializované vodní propusti. U nich totiž vznikají místa, kterými voda může vstupovat do semene, v různých místech osemení během průchodu trávicím traktem živočichů. Některé takové druhy rostlin jsou velmi úzce specializované a mohou být šířeny pouze jedním druhem živočicha. Pokud jsou semena těchto rostlin sežrána jiným živočichem, tak mohou být v trávicím traktu rozmělněna a rozleptána, nebo naopak nedojde k dostatečnému porušení PY. Pokud dotýčný druh živočicha, který u takových semen porušuje PY, začne vymírat, znamená to pro dotýčný druh rostliny vážné ohrožení. Druhý způsob porušení PY je mechanický, který se nejčastěji zakládá na teplotním šoku nebo na hydrataci struktur v osemení. Taková semena mají v osemení zpravidla diferencované specifické struktury regulující vstup vody do semene, tzv. vodní propust. Příkladem je působení vysokých teplot. V tomto případě v osemení může vzniknout prudký gradient teplot, v jehož důsledku se odlišně mění velikost buněk osemení, což má za důsledek otevření vodní propusti. Podobné změny velikosti vedoucí k otevření vodní propusti může spouštět také vlhkost. Část semen reagujících na vysoké teploty může být ohrožena globálním oteplováním, neboť v jeho důsledku by mohlo stále častěji docházet k tomu, že PY bude porušena namísto požáru pouze vlivem vysokých letních teplot. Taková semena pak vyklíčí v nehodnou dobu, což snižuje pravděpodobnost přežití semenáčů. Pokud dojde k velkým ztrátám semen v období mezi požáry, pak může být ohrožena existence celé populace. Další ohrožení by mohlo vznikat, pokud by člověk příliš potlačil přirozeně vznikající požáry.

I přesto, o jak zásadní děj se v životě rostlin jedná, stále ve většině případů neznáme faktory ani mechanismy, kterými k porušení PY dochází. Je tedy potřeba dále studovat jak faktory porušující PY, tak mechanismy, ke kterým v osemení dochází. Zajímavé by bylo objasnění evolučních souvislostí vzniku PY. V této oblasti máme jen velmi málo znalostí a názory se značně rozcházejí. Získané znalosti o PY bude možné použít v ochraně přírody a biodiverzity, v ekologických studiích i v zemědělství a zahradnictví.

Seznam použité literatury

- Agami M, Waisel Y. 1988.** The role of fish in distribution and germination of seeds of the submerged macrophytes *Najas marina* L. and *Ruppia maritima* L. *Oecologia* **76**: 83–88.
- Ali HH, Tanveer A, Nadeem MA, Asghar HN. 2011.** Methods to break seed dormancy of *Rhynchosia capitata*, a summer annual weed. *Chilean Journal of Agricultural Research* **71**: 483–487.
- Archibald OW. 1995.** Ecology of World Vegetation. London, UK: *Chapman & Hall*.
- Auld TD. 1986.** Population dynamics of the shrub *Acacia suaveolens* (Sm .) Willd .: Dispersal and the dynamics of the soil seed-bank. *Australian Journal of Ecology* **11**: 235–254.
- Auld TD, Bradstock R a. 1996.** Soil temperatures after the passage of a fire : Do they influence. *Australian Journal of Botany* **21**: 106–109.
- Auld TD, Denham AJ. 2006.** How much seed remains in the soil after a fire? *Plant Ecology* **187**: 15–24.
- Auld TD, Keith DA, Bradstock RA. 2000.** Patterns in longevity of soil seedbanks in fire-prone communities of south-eastern Australia. *Australian Journal of Botany* **48**: 539–548.
- Auld TD, O’Connell MA. 1991.** Predicting patterns of post-fire germination in 35 eastern Australian Fabaceae. *Australian Journal of Ecology* **16**: 53–70.
- Baeza MJ, Roy J. 2008.** Germination of an obligate seeder (*Ulex parviflorus*) and consequences for wildfire management. *Forest Ecology and Management* **256**: 685–693.
- Barnea A, Friedman J, Yom-Tov Y. 1990.** Differential Germination of Two Closely Related Species of *Solanum* in Response to Bird Ingestion. *Oikos* **57**: 222–228.
- Barrett-Lennard RA, Gladstones JS. 1964.** Dormancy and hard-seededness in western australian serradella (*Ornithopus compressus* L). *Australian Journal of Agricultural Research* **15**: 895.
- Baskin CC. 2003.** Breaking physical dormancy in seeds – focussing on the lens. *Plant and Soil*: 229–232.
- Baskin CC, Baskin JM. 1998.** Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. *Journal of Chemical Information and Modeling* **53**: 1689–1699.
- Baskin JM, Baskin CC. 2004.** A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* **14**: 1–16.
- Baskin JM, Baskin CC, Li X. 2000.** Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biology* **15**: 139–152.
- Baskin CC, Baskin JM. 2014.** *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination, second ed.* Elsevier, San Diego, USA.
- Bell DT, Plummer JA, Taylor SK. 1993.** Seed germination ecology in southwestern Western Australia. *The Botanical Review* **59**: 24–73.
- Benvenuti S. 2007.** Natural weed seed burial: Effect of soil texture, rain and seed characteristics. *Seed Science Research* **17**: 211–219.
- Bond WJ, Scott AC. 2010.** Fire and the spread of flowering plants in the Cretaceous. *New Phytologist* **188**: 1137–1150.
- Bradshaw SD, Dixon KW, Hopper SD, Lambers H, Turner SR. 2011.** Little evidence for fire-adapted plant traits in Mediterranean climate regions. *Trends in Plant Science* **16**: 69–76.
- Bradstock RA, Auld TD. 1995.** Soil Temperatures During Experimental Bushfires in Relation to Fire Intensity: Consequences for Legume Germination and Fire Management in South-Eastern Australia. *The Journal of Applied Ecology* **32**: 76.
- Bruun HH, Poschold P. 2006.** Why are small seeds dispersed through animal guts: Large numbers or seed size per se? *Oikos* **113**: 402–411.
- Buhk C, Hensen I. 2006.** ‘Fire seeders’ during early post-fire succession and their quantitative importance in south-eastern Spain. *Journal of Arid Environments* **66**: 193–209.
- Busse WF. 1930.** Effect of Low Temperatures on Germination of Impermeable Seeds. *Botanical Gazette* **89**: 169–179.
- Campos CM, Ojeda RA. 1997.** Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by

desert mammals in Argentina. *Journal of Arid Environments* **35**: 707–714.

Cardoso JA, Robles AB, Zaitégui M. 2008. Relationship between seed survival and seed characteristics of nine Mediterranean legumes after ingestion by sheep. *Options Méditerranéennes, Series A* **288**: 285–288.

Christiansen MN, Moore RP. 1959. Seed Coat Structural Differences that Influence Water Uptake and Seed Quality in Hard Seed Cotton. *Agronomy Journal* **51**: 582–584.

Cipollini ML, Levey DJ. 1997. Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: Adaptive hypotheses and implications for seed dispersal. *American Naturalist* **150**: 346–372.

Coe M, Coe C. 1987. Large herbivores, acacia trees and bruchid beetles. *South African Journal of Science* **83**: 624–635.

Corral R, Perez-Garcia F, Pita JM. 1989. Seed morphology and histology in four species of *Cistus* L. (Cistaceae). *Phytomorphology* **39**: 75–80.

Cosyns E, Delporte A, Lens L, Hoffmann M. 2005. Germination success of temperate grassland species after passage through ungulate and rabbit guts. *Journal of Ecology*: 353–361.

Cox JR, De Alba-Avila A, Rice RW, Cox JN. 1993. Biological and physical factors influencing *Acacia constricta* and *Prosopis velutina* establishment in the Sonoran Desert. *Journal of Range Management* **46**: 43–48.

D'Hondt B, Brys R, Hoffmann M. 2010. The incidence, field performance and heritability of non-dormant seeds in white clover (*Trifolium repens* L.). *Seed Science Research* **20**: 169–177.

D'Hondt B, Hoffmann M. 2011. A reassessment of the role of simple seed traits in mortality following herbivore ingestion. *Plant Biology* **13**: 118–124.

Doucette KM, Wittenberg KM, Mccaughey WP. 2001. Seed recovery and germination of reseeded species fed to cattle. *Journal of Range Management* **54**: 575–581.

Egley GH. 1979. Seed Coat Impermeability and Germination of Showy *Crotalaria* (*Crotalaria spectabilis*) Seeds. *Weed Science* **27**: 355–361.

Egley GH, Paul RN. 1981. Morphological Observations on the Early Imbibition of Water By *Sida spinosa* (Malvaceae) Seed. *American Journal of Botany* **68**: 1056–1065.

Evenari M. 1949. Germination inhibitors. *The Botanical Review* **15**: 153–194.

Fenner M, Thompson K. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Gama-Arachchige NS, Baskin JM, Geneve RL, Baskin CC. 2011. Acquisition of physical dormancy and ontogeny of the micropyle-water-gap complex in developing seeds of *Geranium carolinianum* (Geraniaceae). *Annals of Botany* **108**: 51–64.

Gama-Arachchige NS, Baskin JM, Geneve RL, Baskin CC. 2012. The autumn effect: timing of physical dormancy break in seeds of two winter annual species of Geraniaceae by a stepwise process. *Annals of botany* **110**: 637–651.

Gama-Arachchige NS, Baskin JM, Geneve RL, Baskin CC. 2013a. Identification and characterization of ten new water gaps in seeds and fruits with physical dormancy and classification of water-gap complexes. *Annals of Botany* **112**: 69–84.

Gama-Arachchige NS, Baskin JM, Geneve RL, Baskin CC. 2013b. Quantitative analysis of the thermal requirements for stepwise physical dormancy-break in seeds of the winter annual *Geranium carolinianum* (Geraniaceae). *Annals of Botany* **111**: 849–858.

Gardener CJ, McIvor JG, Jansen A. 1993a. Passage of Legume and Grass Seeds Through the Digestive Tract of Cattle and Their Survival in Faeces. *Journal of Applied Ecology* **30**: 63–74.

Gardener CJ, McIvor JG, Jansen A. 1993b. Survival of Seeds of Tropical Grassland Species Subjected to Bovine Digestion. *Journal of Applied Ecology* **30**: 75–85.

Garwood NC. 1983. Seed Germination in a Seasonal Tropical Forest in Panama : A Community Study. *Ecological Monographs* **53**: 159–181.

Geneve RL, Baskin CC, Baskin JM, Gehan Jayasuriya KMG, Gama-Arachchige NS. 2018. Functional morpho-anatomy of water-gap complexes in physically dormant seed. *Seed Science Research* **28**: 186–191.

Gerrienne P, Meyer-Berthaud B, Fairon-Demaret M, Street M, Steemans P. 2004. *Runcaria*, a middle devonian seed plant precursor. *Science* **306**: 856–858.

- De Giorgi J, Piskurewicz U, Loubery S, Utz-Pugin A, Bailly C, Mène-Saffrané L, Lopez-Molina L. 2015.** An Endosperm-Associated Cuticle Is Required for Arabidopsis Seed Viability, Dormancy and Early Control of Germination. *PLoS Genetics* **11**: 1–32.
- Goddard RH, Webster TM, Carter R, Grey TL. 2009.** Resistance of Benghal Dayflower (*Commelina benghalensis*) Seeds to Harsh Environments and the Implications for Dispersal by Mourning Doves (*Zenaida macroura*) in Georgia, U.S.A . *Weed Science* **57**: 603–612.
- Goldammer JG. 1993.** Wildfire management in forests and other vegetation: a global perspective. *Disaster Management* **5**: 3–10.
- Gomes LF, Chandler JM, Vaughan CE. 1978.** Aspects of Germination, Emergence, and Seed Production of Three Ipomoea Taxa . *Weed Science* **26**: 245–248.
- Gómez-González S, Ojeda F, Torres-Morales P, Palma JE. 2016.** Seed pubescence and shape modulate adaptive responses to fire cues. *PLoS ONE* **11**: 1–17.
- Gómez-González S, Torres-Díaz C, Bustos-Schindler C, Gianoli E. 2011.** Anthropogenic fire drives the evolution of seed traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **108**: 18743–18747.
- Grellier S, Barot S, Janeau JL, Ward D. 2012.** Grass competition is more important than seed ingestion by livestock for Acacia recruitment in South Africa. *Plant Ecology* **213**: 899–908.
- Hagon MW, Ballard LAT. 1970.** Reversibility of strophiolar permeability to water in seeds of subterranean clover (*trifolium subterraneum* L.). *Australian Journal of Biological Sciences* **23**: 519–528.
- Halevy G. 1974.** Effects of gazelles and seed beetles (Bruchtoae) on germination and establishment of acacia species. *Israel Journal of Botany* **23**: 120–126.
- Hamly HD. 1932.** Softening of the Seeds of *Melilotus alba*. *Botanical Gazette* **93**: 345–375.
- Hamly HD. 1935.** The Light Line in *Melilotus alba*. *Botanical Gazette* **96**: 755–757.
- Hanley ME, Unna JE, Darvill B. 2003.** Seed size and germination response: A relationship for fire-following plant species exposed to thermal shock. *Oecologia* **134**: 18–22.
- Harris WM. 1983.** On the Development of Macrosclereids in Seed Coats of *Pisum sativum* L . *Journal of Botany* **70**: 1528–1535.
- Harper JL. 1977.** *Population Biology of Plants*. Academic Press, London, UK.
- Hay FR, Smith RD, Ellis RH, Butler LH. 2010.** Developmental changes in the germinability, desiccation tolerance, hardseededness, and longevity of individual seeds of *Trifolium ambiguum*. *Annals of Botany* **105**: 1035–1052.
- He T, Lamont BB, Downes KS. 2011.** Banksia born to burn. *New Phytologist* **191**: 184–196.
- He T, Pausas JG, Belcher CM, Schwilk DW, Lamont BB. 2012.** Fire-adapted traits of *Pinus* arose in the fiery Cretaceous. *New Phytologist* **194**: 751–759.
- Helgeson EA. 1932.** Impermeability in mature and immature sweet clover seeds as affected by conditions of storage. *Transactions of the Wisconsin Academy of Science* **27**: 193–206.
- Herranz JM, Ferrandis P, Martínez-Sánchez JJ. 1998.** Influence of heat on seed germination of seven Mediterranean Leguminosae species. *Plant Ecology* **136**: 95–103.
- Hoffman MT, Cowling RM, Douie C, Pierce SM. 1989.** Seed predation and germination of *Acacia erioloba* in the Kuiseb River Valley, Namib Desert. *South African Journal of Botany* **55**: 103–106.
- Howe F, Smallwood J. 1982.** Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*. Volume 13: 201–228.
- Hudson AR, Ayre DJ, Ooi MKJ. 2015.** Physical dormancy in a changing climate. *Seed Science Research* **25**: 66–81.
- *Hurwitz S, Gabrielith-Gelmond H. 1952.** Hardening of sweet lupin seeds. *Ktavim* **2**:57–64 – citováno z Jaganathan GK. 2016. Influence of maternal environment in developing different levels of physical dormancy and its ecological significance. *Plant Ecology* **217**: 71–79.
- Hyde EOC. 1954.** The Function of the Hilum in Some Papilionaceae in Relation to the Ripening of the Seed and the Permeability of the Testa. *Annals of Botany* **18**: 241–256.
- Chapin FS, Matson PA, Mooney HA. 2002.** *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York, USA: Springer.

- Izhaki I, Ne'eman G. 1997.** Hares (*Lepus* spp.) as seed dispersers of *Retama raetam* (Fabaceae) in a sandy landscape. *Journal of Arid Environments* **37**: 343–354.
- Jaganathan GK. 2015.** Are wildfires an adapted ecological cue breaking physical dormancy in the Mediterranean basin? *Seed Science Research* **25**: 120–126.
- Jaganathan GK. 2016.** Influence of maternal environment in developing different levels of physical dormancy and its ecological significance. *Plant Ecology* **217**: 71–79.
- Jaganathan GK, Li J, Biddick M, Han K, Song D, Yang Y, Han Y, Liu B. 2019.** Mechanisms underpinning the onset of seed coat impermeability and dormancy-break in *Astragalus adsurgens*. *Scientific Reports* **9**: 1–10.
- Jaganathan GK, Song D, Liu B. 2017.** Diversity and distribution of physical dormant species in relation to ecosystem and life-forms. *Plant Science Today* **4**: 55–63.
- Jaganathan GK, Yule KJ, Biddick M. 2018.** Determination of the water gap and the germination ecology of *Adenantha pavonina* (Fabaceae, Mimosoideae); The adaptive role of physical dormancy in mimetic seeds. *AOB PLANTS* **10**: 1–11.
- Jaganathan GK, Yule K, Liu B. 2016.** On the evolutionary and ecological value of breaking physical dormancy by endozoochory. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **22**: 11–22.
- Jakobsson A, Eriksson O. 2000.** A Comparative Study of Seed Number , Seed Size , Seedling Size and Recruitment in Grassland Plants. *Oikos* **88**: 494–502.
- Janzen DH. 1981.** *Enterolobium cyclocarpum* Seed Passage Rate and Survival in Horses , Costa Rican Pleistocene Seed Dispersal. *Ecology* **62**: 593–601.
- Janzen DH. 1982.** Differential Seed Survival and Passage Rates in Cows and Horses, Surrogate Pleistocene Dispersal Agents. *Oikos* **38**: 150.
- Janzen DH, Robertson JB, Demment M. W. 1985.** How Fast and Why Do Germinating *Guanacaste* Seeds (*Enterolobium cyclocarpum*) Die Inside Cows and Horses ? *Biotropica* **17**: 322–325.
- Jarman P. 1987.** Damage to *Acacia tortilis* seeds eaten by impala. *African Journal of Ecology* **14**: 223–225.
- Jayasuriya KMGG, Baskin JM, Baskin CC. 2008a.** Cycling of sensitivity to physical dormancy-break in seeds of *Ipomoea lacunosa* (Convolvulaceae) and ecological significance. *Annals of Botany* **101**: 341–352.
- Jayasuriya KMGG, Baskin JM, Baskin CC. 2009a.** Sensitivity cycling and its ecological role in seeds with physical dormancy. *Seed Science Research* **19**: 3–13.
- Jayasuriya KMGG, Baskin JM, Geneve RL, Baskin CC. 2007.** Morphology and anatomy of physical dormancy in *Ipomoea lacunosa*: Identification of the water gap in seeds of convolvulaceae (Solanales). *Annals of Botany* **100**: 13–22.
- Jayasuriya KMGG, Baskin JM, Geneve RL, Baskin CC. 2009b.** Phylogeny of seed dormancy in Convolvulaceae, subfamily Convolvuloideae (Solanales). *Annals of Botany* **103**: 45–63.
- Jayasuriya KMGG, Baskin JM, Geneve RL, Baskin CC. 2009c.** A proposed mechanism for physical dormancy break in seeds of *Ipomoea lacunosa* (Convolvulaceae). *Annals of Botany* **103**: 433–445.
- Jayasuriya KMGG, Baskin JM, Geneve RL, Baskin CC, Chien C Te. 2008b.** Physical dormancy in seeds of the holoparasitic angiosperm *Cuscuta australis* (Convolvulaceae, Cuscutaceae): Dormancy-breaking requirements, anatomy of the water gap and sensitivity cycling. *Annals of Botany* **102**: 39–48.
- Karban R, Lowenberg G. 1992.** Feeding by seed bugs and weevils enhances germination of wild *Gossypium* species. *Oecologia* **92**: 196–200.
- Karon ML. 1947.** Hygroscopic equilibrium of cottonseed. *Journal of the American Oil Chemists Society* **24**: 56–58.
- Khurana E, Singh JS. 2001.** Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest : A review. *Environmental Conservation* **28**: 39–52.
- Krefting LW, Roe EI. 1949.** The Role of Some Birds and Mammals in Seed Germination. *Ecological Monographs* **19**: 269–286.
- LaCroix LJ, Staniforth DW. 1964.** Seed Dormancy in Velvetleaf. *Weed Science* **12**: 171–174.
- Lahoreau G, Barot S, Gignoux J, Hoffmann WA, Setterfield SA, Williams PR. 2006.** Positive effect of seed size on seedling survival in fire-prone savannas of Australia, Brazil and West Africa. *Journal of*

Tropical Ecology **22**: 719–722.

Lamont BB, Le Maitre DC, Cowling RM, Enright NJ. 1991. Canopy seed storage in woody plants. *The Botanical Review* **57**: 277–317.

Lamprey HF, Halevy G, Makacha S. 1974. Interactions between Acacia, bruchid seed beetles and large herbivores. *African Journal of Ecology* **12**: 81–85.

Liyanage GS, Ayre DJ, Ooi MKJ. 2016. Seedling performance covaries with dormancy thresholds: Maintaining cryptic seed heteromorphism in a fire-prone system. *Ecology* **97**: 3009–3018.

Liyanage GS, Ooi MKJ. 2015. Intra-population level variation in thresholds for physical dormancy-breaking temperature. *Annals of Botany* **116**: 123–131.

Liyanage GS, Ooi MKJ. 2017. Do dormancy-breaking temperature thresholds change as seeds age in the soil seed bank? *Seed Science Research* **27**: 1–11.

Liyanage GS, Ooi MKJ. 2018. Seed size-mediated dormancy thresholds: A case for the selective pressure of fire on physically dormant species. *Biological Journal of the Linnean Society* **123**: 135–143.

Lloret F, López-Soria L. 1993. Resprouting of *Erica multiflora* after experimental fire treatments. *Journal of Vegetation Science* **4**: 367–374.

Long RL, Gorecki MJ, Renton M, Scott JK, Colville L, Goggin DE, Commander LE, Westcott DA, Cherry H, Finch-Savage WE. 2015. The ecophysiology of seed persistence: A mechanistic view of the journey to germination or demise. *Biological Reviews* **90**: 31–59.

Loth PE, De Boer WF, Heitkönig IMA, Prins HHT. 2005. Germination strategy of the East African savanna tree *Acacia tortilis*. *Journal of Tropical Ecology* **21**: 509–517.

Loubéry S, De Giorgi J, Utz-Pugin A, Demonsais L, Lopez-Molina L. 2018. A maternally deposited endosperm cuticle contributes to the physiological defects of transparent testa seeds. *Plant Physiology* **177**: 1218–1233.

Luna B, Moreno JM, Cruz A, Fernández-González F. 2007. Heat-shock and seed germination of a group of Mediterranean plant species growing in a burned area: An approach based on plant functional types. *Environmental and Experimental Botany* **60**: 324–333.

Lynes BC, Campbell SD. 2000. Germination and viability of mesquite (*Prosopis pallida*) seed following ingestion and excretion by feral pigs (*Sus scrofa*). *Tropical Grasslands* **34**: 125–128.

Lyshede OB. 1984. Seed structure and germination in *Cuscuta pedicellata* with some notes on *C. campestris*. *Nordic Journal of Botany* **4**: 669–674.

Ma F, Cholewa E, Mohamed T, Peterson CA, Gijzen M. 2004. Cracks in the palisade cuticle of soybean seed coats correlate with their permeability to water. *Annals of Botany* **94**: 213–228.

Manning JC, van Staden J. 1987. The Functional Differentiation of the Testa in Seed of *Indigofera parviflora* (Leguminosae: Papilionoideae). *Botanical Gazette* **148**: 23–34.

Manzano P, Malo JE, Peco B. 2005. Sheep gut passage and survival of Mediterranean shrub seeds. *Seed Science Research* **15**: 21–28.

Martens H, Jakobsen HB, Lyshede OB. 1995. Development of the strophiole in seeds of white clover (*Trifolium Repens* L.). *Seed Science Research* **5**: 171–176.

Marthens TR, Mullins CE, Dalling JW, Burslem DFRP. 2008. Burial and secondary dispersal of small seeds in a tropical forest. *Journal of Tropical Ecology* **24**: 595–605.

McKeon GM, Mott JJ. 1982. The effect of temperature on the field softening of hard seed of *Stylosanthes humilis* and *S. hamata* in a dry monsoonal climate. *Australian Journal of Agricultural Research* **33**: 75–85.

Miller MF. 1995. Acacia seed survival, seed germination and seedling growth following pod consumption by large herbivores and seed chewing by rodents. *African Journal of Ecology* **33**: 194–210.

Miller MF. 1996. Acacia Seed Predation by Bruchids in an African Savanna Ecosystem. *The Journal of Applied Ecology* **33**: 1137.

Moreira B, Pausas JG. 2012. Tanned or Burned: The Role of Fire in Shaping Physical Seed Dormancy. *PLoS ONE* **7**: 1–8.

Moreira B, Tormo J, Estrelles E, Pausas JG. 2010. Disentangling the role of heat and smoke as

germination cues in Mediterranean Basin flora. *Annals of Botany* **105**: 627–635.

Moreno J, Oechel W. 1991. Fire Intensity Effects on Germination of Shrubs and Herbs in Southern California Chaparral. *Ecology* **72**: 1993–2004.

Mouissie AM, Van Der Veen CEJ, Veen GF, Van Diggelen R. 2005. Ecological correlates of seed survival after ingestion by Fallow Deer. *Functional Ecology* **19**: 284–290.

Murray KG, Russell S, Picone CM, Winnett-Murray K, Sherwood W, Kuhlmann ML. 1994. Fruit Laxatives and Seed Passage Rates in Frugivores : Consequences for Plant Reproductive Success. *Ecology* **75**: 989–994.

Nikolaeva MG. 1977. Factors controlling the seed dormancy pattern. In: **Khan AA**, ed. The physiology and biochemistry of seed dormancy and germination. Amsterdam, North-Holland, 51–74.

Nogales M, Delgado JD, Medina FM. 1998. Shrikes, lizards and *Lycium intricatum*(Solanaceae) fruit: a case of indirect seed dispersal on an oceanic island (Alegranza, Canary Islands). *Journal of Ecology* **86**: 866–871.

Norden N, Daws MI, Antoine C, Gonzalez MA, Garwood NC, Chave J. 2009. The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests. *Functional Ecology* **23**: 203–210.

Nutile GE, Nutile LC. 1947. Effect of relative humidity on hard seeds in garden beans. *In Proceedings of the Association of Official Seed Analysts* **37**: 106–114.

Ooi MKJ. 2007. Dormancy classification and potential dormancy-breaking cues for shrub species from fire-prone south-eastern Australia. pp. 205-216 in **Adkins SW, Ashmore S, Navie SC**, eds. *Seed: Biology, Development and Ecology*. Wallingford, CABI Publishing.

Ooi MKJ, Auld TD, Denham AJ. 2012. Projected soil temperature increase and seed dormancy response along an altitudinal gradient: Implications for seed bank persistence under climate change. *Plant and Soil* **353**: 289–303.

Ooi MKJ, Denham AJ, Santana VM, Auld TD. 2014. Temperature thresholds of physically dormant seeds and plant functional response to fire: Variation among species and relative impact of climate change. *Ecology and Evolution* **4**: 656–671.

Padilla DP, González-Castro A, Nogales M. 2012. Significance and extent of secondary seed dispersal by predatory birds on oceanic islands: The case of the Canary archipelago. *Journal of Ecology* **100**: 416–427.

Padilla DP, Nogales M. 2009. Behavior of kestrels feeding on frugivorous lizards: Implications for secondary seed dispersal. *Behavioral Ecology* **20**: 872–877.

Pakeman RJ, Digneffe G, Small JL. 2002. Ecological correlates of endozoochory by herbivores. *Functional Ecology* **16**: 296–304.

Paula S, Pausas JG. 2008. Burning seeds: Germinative response to heat treatments in relation to resprouting ability. *Journal of Ecology* **96**: 543–552.

Paulsen TR, Colville L, Kranner I, Daws MI, Högestedt G, Vandvik V, Thompson K. 2013. Physical dormancy in seeds: A game of hide and seek? *New Phytologist* **198**: 496–503.

Pausas JG, Alessio GA, Moreira B, Corcobado G. 2012. Fires enhance flammability in *Ulex parviflorus*. *New Phytologist* **193**: 18–23.

Pausas JG, Keeley JE. 2009. A Burning Story: The Role of Fire in the History of Life. *BioScience* **59**: 593–601.

Pausas JG, Schwilck D. 2012. Fire and plant evolution. *New Phytologist* **193**: 301–303.

Peguero G, Espelta JM. 2014. Endozoochory and Fire as Germination Triggers in Neotropical Dry Forests: An Experimental Test. *Biotropica* **46**: 83–89.

Penman TD, Towerton AL. 2008. Soil temperatures during autumn prescribed burning: Implications for the germination of fire responsive species? *International Journal of Wildland Fire* **17**: 572–578.

Pizo MA, Fontanella ABA, Canassa G, Espíndola WD, Gussoni COA, de C. Guaraldo A, Carlo TA. 2020. Decoding Darwin’s puzzle: avian dispersal of mimetic seeds. *Ecology*: 0–2.

Poppi D, Hendricksen RE, Minson DJ. 1985. The relative resistance to escape of leaf and stem particles from the rumen of cattle and sheep. *The Journal of Agricultural Science* **105**: 9–14.

Quinlivan BJ. 1968. The softening of hard seeds of sand-plain lupin (*Lupinus varius* L.). *Australian*

Journal of Agricultural Research **19**: 507–515.

Rangaswamy NS, Nandakumar L. 1985. Correlative Studies on Seed Coat Structure , Chemical Composition , and Impermeability in the Legume *Rhynchosia minima*. *Botanical Gazzete* **146**: 501–509.

Razanamandranto S, Tigabu M, Neya S, Odén PC. 2004. Effects of gut treatment on recovery and germinability of bovine and ovine ingested seeds of four woody species from the Sudanian savanna in West Africa. *Flora* **199**: 389–397.

Robles AB, Castro J, Ramos ME. 2005. Effects of ruminal incubation and goats ' ingestion on seed germination of two legume shrubs : *Adenocarpus decorticans* Boiss. and *Retama sphaerocarpa* (L .) Boiss. *Options Méditerranéennes. Série A : Séminaires Méditerranéens (CIHEAM)*: 111–115.

Rodrigues-Junior AG, Faria JMR, Vaz TAA, Nakamura AT, José AC. 2014. Physical dormancy in *Senna multijuga* (Fabaceae: Caesalpinioideae) seeds: The role of seed structures in water uptake. *Seed Science Research* **24**: 147–157.

Rokich DP, Bell DT. 1995. Light quality and intensity effects on the germination of species from the jarrah (*Eucalyptus marginata*) forest of Western Australia. *Australian Journal of Botany* **43**: 169–179.

Rolston P. 1978. Water impermeable seed dormancy. *Society* **44**: 365–396.

Russi L, Cocks PS, Roberts EH. 1992. The Fate of Legume Seeds Eaten by Sheep from a Mediterranean Grassland. *Journal of Applied Ecology* **29**: 772–778.

Samuels IA, Levey DJ. 2005. Effects of gut passage on seed germination: Do experiments answer the questions they ask? *Functional Ecology* **19**: 365–368.

Santana VM, Bradstock RA, Ooi MKJ, Denham AJ, Auld TD, Baeza MJ. 2010. Effects of soil temperature regimes after fire on seed dormancy and germination in six Australian Fabaceae species. *Australian Journal of Botany* **58**: 539–545.

Saura-Mas S, Paula S, Pausas JG, Lloret F. 2010. Fuel loading and flammability in the Mediterranean Basin woody species with different post-fire regenerative strategies. *International Journal of Wildland Fire* **19**: 783–794.

Schupp EW. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*: 15–29.

Scott FM, Bystrom BG, Bowler E. 1962. *Cercidium Floridum* Seed Coat, Light and Electron Microscopic Study. *American Journal of Botany* **49**: 821–833.

Shea SR, McCormick J, Portlock CC. 1979. The effect of fires on regeneration of leguminous species in the northern jarrah (*Eucalyptus marginata* Sm) forest of Western Australia. *Australian Journal of Ecology* **4**: 195–205.

Simao Neto M, Jones RM, Ratcliff D. 1987. Recovery of Pasture Seed Ingested by Ruminants. 1. Seed of Six Tropical Pasture Species Fed to Cattle, Sheep and Goats. *Australian Journal of Experimental Agriculture* **27**: 239–246.

Suetsugu K. 2018a. Independent recruitment of a novel seed dispersal system by camel crickets in achlorophyllous plants. *New Phytologist* **217**: 828–835.

Suetsugu K. 2018b. Seed dispersal in the mycoheterotrophic orchid *Yuania japonica*: Further evidence for endozoochory by camel crickets. *Plant Biology* **20**: 707–712.

Swank WG, Virginia W. 1944. Germination of Seeds after Ingestion by Ring-Necked Pheasants. *The Wildlife Society* **8**: 223–231.

Tavşanoğlu Ç, Serter Çatav Ş. 2012. Seed Size Explains within-Population Variability in Post-Fire Germination of *Cistus salviifolius* . *Annales Botanici Fennici* **49**: 331–340.

Taylor GB. 1981. Effect of Constant Temperature Treatments Followed by Fluctuating Temperatures on the Softening of Hard Seeds of *Trifolium subterraneum* L. *Functional Plant Biology* **8**: 547.

Thompson K, Ooi MKJ. 2010. To germinate or not to germinate: More than just a question of dormancy. *Seed Science Research* **20**: 209–211.

Tieu A, Dixon KW, Meney KA, Sivasithamparam K. 2001. The interaction of heat and smoke in the release of seed dormancy in seven species from southwestern western Australia. *Annals of Botany* **88**: 259–265.

Tozer MG, Ooi MKJ. 2014. Humidity-regulated dormancy onset in the Fabaceae: A conceptual model

and its ecological implications for the Australian wattle *Acacia saligna*. *Annals of Botany* **114**: 579–590.

***Tozzetti TA. 1855.** Saggioni di studi intorno al guscio dei semi. *Mem. R. Accad. Sci. Torino* **15**: 359–445 - citováno z **Hamly HD. 1932.** Softening of the Seeds of *Melilotus alba*. *Botanical Gazette* **93**: 345–375.

***Trabaud L. 1979.** Etude du comportement du feu dans la garrigue de chêne kermes à partir des températures et des vitesses de propagation. *Annales des Sciences Forestières* **36**: 13–38. - citováno z **Moreira B, Pausas JG. 2012.** Tanned or Burned: The Role of Fire in Shaping Physical Seed Dormancy. *PLoS ONE* **7**: 1–8.

Trabaud L, Oustric J. 1989. Heat Requirements for Seed Germination of Three *Cistus* Species in the Garrigue of Southern France. *Flora* **183**: 321–325.

Traveset A. 1992. Effect of Vertebrate Frugivores on Bruchid Beetles That Prey on *Acacia farnesiana* Seeds. *Oikos* **63**: 200.

Traveset A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: A review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **1**: 151–190.

Traveset A, Robertson A, Rodríguez-Pérez J. 2007. A review on the role of endozoochory on seed germination. In: **Dennis, A, Schupp E, Green R, Westcott DA**, eds. *Seed Dispersal: Theory and Its Application in a Changing World*. *CABI Publishing Wallingford, UK*, pp. 78–103.

Turner SR, Cook A, Baskin JM, Baskin CC, Tuckett RE, Steadman KJ, Dixon KW. 2009. Identification and characterization of the water gap in the physically dormant seeds of *Dodonaea petiolaris*: A first report for Sapindaceae. *Annals of Botany* **104**: 833–844.

VanAssche JA, Debucquoy KLA, Rommens WAF. 2003. Seasonal cycles in the germination capacity of buried seeds of some Leguminosae (Fabaceae). *New Phytologist* **158**: 315–323.

Van der Pijl L. 1982. *Principles of Seed Dispersal in Higher Plants*. Springer, Verlag, Berlin.

Venier P, Carrizo García C, Cabido M, Funes G. 2012. Survival and germination of three hard-seeded *Acacia* species after simulated cattle ingestion: The importance of the seed coat structure. *South African Journal of Botany* **79**: 19–24.

Vesk PA, Westoby M. 2004. Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. *Journal of Ecology* **92**: 310–320.

Vignolio OR, Llobet M. 2011. *Lotus tenuis* (Fabaceae) Seedling Emergence from the Soil Seed Bank Covered with Cattle Dung. *Annales Botanici Fennici* **48**: 13–20.

Warrag EI, Eltigani MA. 2005. Breaking seed coat dormancy of *Acacia nilotica* seeds under simulated natural habitat conditions in Sudan. *Tropical Ecology* **46**: 127–132.

Went FW. 1955. The Ecology Of Desert Plants. *Scientific American* **192**: 68.76.

Werker E. 1980. Seed dormancy as explained by the anatomy of embryo envelopes. *Israel Journal of Botany* **29**: 22–44.